

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

А.Н. ТИТОВ

МИКОКАЛИЦИЕВЫЕ ГРИБЫ ГОЛАРКТИКИ



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ ИМ. В.Л. КОМАРОВА

А.Н. ТИТОВ

**МИКОКАЛИЦИЕВЫЕ ГРИБЫ
(ПОРЯДОК МΥСОСАΙΙCΙΑΛΕS)
ГОЛАРКТИКИ**

Товарищество научных изданий КМК
Москва ♦ 2006

Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences
**MYCOCALICIOID FUNGI (THE ORDER MYCOCALICIALES)
OF HOLARCTIC**

KMK Scientific Press
Moscow 2006

А.Н. Титов. Микокалициевые грибы (порядок *Mycocaliciales*) Голарктики. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. — 296 с., ил. + 40 с. цв. вклейка.

Монография объединяет сведения о 102 видах микокалициевых грибов, обнаруженных на территории Голарктики. Приведена информация о морфологии и биологии микокалициевых грибов, проведен подробный эколого-географический анализ. Составлены описания для всех видов микокалициевых грибов Голарктики, ключи для определения отдельных групп микокалициевых грибов Голарктики, а также общий ключ для идентификации всех известных в мире представителей порядка *Mycocaliciales* Tibell et Wedin. В результате критического изучения типового материала обнародованы 5 новых таксономических комбинаций, предложены лектотипы для 10 названий таксонов, 26 видов описаны автором монографии, 9 из которых — в настоящем издании.

Книга рассчитана в первую очередь на систематиков — микологов и лишенологов, а также биологов, преподавателей вузов и специалистов в области охраны природы.

Библиогр. 593, таблиц 11, иллюстраций 113, приложение.

Ответственный редактор:
доктор биологических наук *М.П. Андреев*,
Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Рецензенты:
доктор биологических наук, профессор *Н.С. Голубкова*,
Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
доктор биологических наук, профессор *С.Б. Криворотов*,
Кубанский государственный университет

*Издание осуществлено при финансовой поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-62052)*



На обложке: *Chaenothecopsis leifiana* Titov, Kuznetsova et Himelbrant. Фото автора.

ПРЕДИСЛОВИЕ
ответственного редактора

Микокалициевые — широко распространенная, но мало изученная группа аскомицетов, занимающая промежуточное положение между грибами и лишайниками. Обыкновенно приуроченные к определенному типу древесного субстрата, микокалициевые являются облигатными паразитами-сапрофитами лишайников и высших растений. Представители этой группы часто бывают незаметны в природе и пропускаются сборщиками, но, тем не менее, играют важную роль в лесных экосистемах Голарктики, практически не встречаясь за ее южными пределами. Микокалициевые грибы характерны для чистых, девственных, старовозрастных лесов, характеризующихся стабильным микроклиматом. Они чрезвычайно чувствительны к любым изменениям окружающей среды, вызываемым как хозяйственной деятельностью человека, так и воздействием биогенных факторов. Многие виды этой группы в настоящее время уже стали редкими, находятся под угрозой исчезновения и нуждаются в охране.

Систематика микокалициевых, ранее традиционно объединявшихся в группу порошкоплодных лишайников, претерпевает в настоящее время существенные изменения. Очевидно, что порядок *Mycocaliciales* является гетерогенным и объединяет как молодые в эволюционном отношении, так и реликтовые группы. Тем не менее, положение микокалициевых грибов в систематике аскомицетов остается пока неопределенным.

Данные о биоразнообразии этих грибов, их экологии и распространении все еще недостаточны и довольно фрагментарны, а до недавнего времени рассматриваемая группа оставалась в большинстве регионов Голарктики почти совершенно неизвестной исследователям.

Изучению микокалициевых грибов, в частности, мешало отсутствие достаточного количества коллекций, в особенности из труднодоступных регионов. В свою очередь, недостаток систематических обработок и ключей для определения так-

сонов этой группы серьезно затруднял поступление новых данных для последующего обобщения.

В последнее время интерес к изучению микокалициевых грибов значительно возрос во всем мире. Настоящая же работа, без сомнения, может считаться этапной. Основная цель проведенного исследования — дать специалистам созданный на основе изучения и критического осмысления обширных гербарных материалов и таксономической ревизии порядка *Mycocaliciales* инструмент для дальнейшего изучения этой группы. Кроме диагнозов и ключей для определения таксонов, исследование содержит обширные данные о филогенетических связях и биоразнообразии микокалициевых грибов, их экологии, биологии и географическом распространении как в региональном контексте, так и в пределах Голарктического флористического царства, а также в мире.

Монография объединяет сведения о 100 видах микокалициевых грибов, обнаруженных на территории Голарктики, то есть о почти половине всех известных калициоидных грибов и лишайников мира. Она включает значительное число новых, описанных автором таксонов и номенклатурных комбинаций. Исследованием были охвачены все основные флористические области евразийской Голарктики. Более трех тысяч образцов микокалициевых грибов, в основном хранящихся в гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE), собранных автором на протяжении более четверти века в различных регионах евразийской Голарктики, равно как и коллекции из крупнейших гербариев Европы и присланные из других уголков Земли, были тщательно изучены автором с привлечением классических методов, используемых в лихенологии. Описания видов и родов основываются на морфологических и репродуктивных признаках и поддерживаются, там где это необходимо, хемотаксономическими и иными данными. Кроме исчерпывающих описаний, составленных для всех видов микокалициевых грибов Голарктики, автором подготовлены как ключи для определения отдельных групп микокалициевых грибов Голарктики, так и общий ключ для идентификации всех известных в мире представителей порядка *Mycocaliciales*. Значительная часть коллекций, включая дубликаты типового материала, передана во многие гербарии мира, а также издана в качестве экзикат. Публикуемая работа, безусловно, станет заметной вехой в деле изучения лишенобиоты Голарктики и систематики микокалициевых грибов и позволит продолжить их исследование на новом, более высоком уровне.

Зав. лабораторией лихенологии
и бриологии БИН РАН,
д.б.н. М.П. Андреев

ПРЕДИСЛОВИЕ

Микокалициевые грибы являются одной из самых широко распространенных групп аскомицетов в лесной зоне Голарктики. Несмотря на это, целенаправленного изучения этих грибов в Голарктике до последнего времени не проводилось. Относительно полные данные имелись только по Скандинавии. Вся азиатская Голарктика, многие другие районы оставались «белыми пятнами» в отношении данных по микокалициевым грибам.

Порядок *Mycocaliciales* в настоящее время относится формально к так называемой группе калициоидных грибов и лишайников, на протяжении 150 лет традиционно объединяемых в порядок *Caliciales*, или порошкоплодные лишайники, которые представляют собой сборную биологическую группу организмов полифилетического происхождения. В настоящее время «бывшие» порошкоплодные лишайники представлены в 5 порядках и 10 семействах лишайников и грибов, многие роды не имеют более высокого таксономического ранга. Тем не менее, по мнению ряда специалистов, микокалициевые грибы представляют собой монофилетичный таксон — порядок *Mycocaliciales*, в филогенетическом отношении являющийся наиболее близким к грибам порядка *Eurotiales*. Однако положение микокалициевых грибов в более высокой иерархии аскомицетов остается неопределенным.

Биота микокалициевых грибов Голарктики представлена 100 видами, общее число известных в мире видов равно 115, это почти половина всех калициоидных грибов и лишайников мира. Многие из микокалициевых грибов описаны в последние годы, что свидетельствует о слабой изученности этой уникальной группы организмов, занимающих промежуточное положение между грибами и лишайниками.

Микокалициевые грибы обнаружены везде, где есть древесный субстрат, при этом большинство видов *Mycocaliciales* являются характерными для старовозрастных лесов, обладающих длительной «экологической непрерывностью» и

сформировавшимся стабильным микроклиматом. Субстрат, так же как и микроклимат, является одним из важнейших факторов, определяющих возможности для распространения микокалицевых грибов. Многие виды специфичны к определенному типу субстрата, являются облигатными паразитами-сапрофитами лишайников и высших растений.

Порядок *Mycocaliciales* является гетерогенным в филогенетическом отношении. В нем объединены эволюционно молодые виды родов *Phaeocalicium* и *Stenocybe*, возникшие и распространившиеся в холодно-умеренных регионах Голарктики в относительно поздние геологические эпохи. В то же время, среди микокалицевых грибов встречаются и реликтовые виды, филогенетически далекие от основной группы видов, определить возраст которых не представляется возможным. В целом группа микокалицевых грибов имеет лавразийское происхождение с центрами видообразования и разнообразия в северо-тихоокеанском регионе Голарктики.

Большинство микокалицевых, так же как и все калиционидные грибы и лишайники, крайне чувствительны ко всякому изменению окружающей среды, обусловленному воздействием как биогенных, так и антропогенных факторов. Эти грибы неоднократно упоминаются в списках видов, находящихся под угрозой исчезновения, в Красных книгах. Данные по их экологии и географии могут быть использованы в целях экологического мониторинга старовозрастных лесов.

Ряд видов микокалицевых грибов Голарктики являются редкими, многие находятся под угрозой исчезновения и нуждаются в охране.

Основными задачами настоящего исследования явились таксономическая ревизия порядка *Mycocaliciales*, выяснение его филогенетических связей, а также изучение биологии, экологии и географического распространения микокалицевых грибов на территории Голарктического флористического царства.

В основу данной работы положен главным образом материал, собранный автором с 1979 по 2006 г. во время работы экспедиций, проводимых Ботаническим институтом им. В.Л. Комарова РАН, в различных регионах евразийской Голарктики (рис. 1).

Россия: Европейская часть: Мурманская обл. (1981, 1995), Республика Карелия (1979, 1991, 2000), Ленинградская обл. (1980–2002), Псковская обл. (1981), Белгородская обл. (1983), Ярославская обл. (2006); Северный Кавказ: Краснодарский край (1982, 1985, 1993, 1999); Сибирь: Таймыр, плато Путорана (1982), Саяны (1984), Иркутская обл. (1983), Бурятия (1983); Дальний Восток: Хабаровский край (1990); Приморский край: Лазовский р-н (1990, 1991), Тернейский р-н (1984), Уссурийский р-н (1984, 1990), Хасанский р-н (1984, 1990); Сахалинская обл.: о. Сахалин (1996), о. Итуруп (1996), о. Кунашир (1989); Камчатка (1984). **Азербайджан** (1987). **Армения** (1987). **Грузия:** Боржомский р-н (1983, 1987), Лагодехский р-н (1987); Абхазия (1988); Аджария (1983, 1987, 1988). **Китай:** Гирин (1994); Синьцзян (1988); Сычуань (1998, 1999); Юньнань (1994). **Польша** (1989). **Узбекистан** (1985). **Украина:** Киевская обл. (1982); Крым (1989). **Швеция** (2000). **Эстония** (1984).

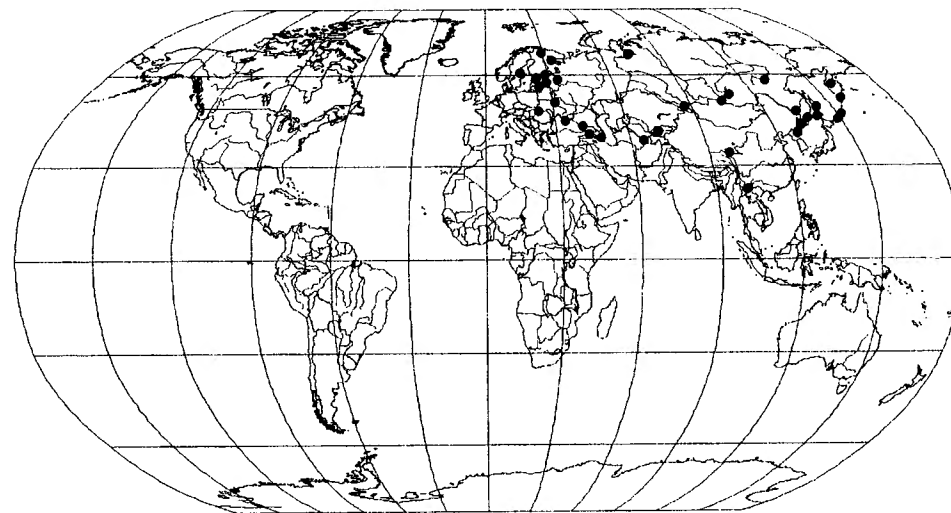


Рис. 1. Районы сбора автором микокалицевых грибов в Голарктике (1979–2006 гг.).

Сбор материала проводился маршрутным методом, ввиду специфики экологии данных грибов посещались преимущественно охраняемые территории.

В результате полевых исследований было собрано более 3000 образцов микокалицевых грибов. Материалы в основном хранятся в гербарии БИН РАН (LE). Значительная часть коллекций, особенно дубликаты типового материала, передана во многие гербарии мира, а также издана как экзикаты Упсальским университетом. Кроме того, изучены материалы основных гербариев, в которых хранится большинство коллекций по этой группе. Это гербарии БИН РАН (LE), Института ботаники им. Н.Г. Холодного АН Украины (KW), университетов Хельсинки (H) и Турку (TUR), Упсальского университета (UPS), Института ботаники им. Шафера Польской АН (KRAM-L), Венгерского (BP) и Словацкого (BRA) Музеев естественной истории. Отдельные образцы, главным образом типового материал, были получены также из следующих гербариев: AA, BM, BP, BRA, FH, FRU, H, KBAI, KPAVG, KRAM-L, KTC, KW, LD, LE, LECB, LEP, L-HMAS, LOD, M, MSK, MW, NY, OSC, POZ, PR, PRM, PZV, RIG, S, SAV, SYCO, SSBG, TUR, TUU, UMFK, UC, UPS, UUH, VOR, VLA, W, WA. Необходимо также отметить, что на протяжении многих лет мои коллеги-лихенологи из России и бывшего СССР передавали мне для исследования образцы микокалицевых грибов.

Работа основана на анатомо-морфологических данных и данных по экологии и современному географическому распространению видов.

Исследования проводились на световом микроскопе МБИ-15 и сканирующем электронном микроскопе JSM-35. Для изучения анатомии плодовых тел делались срезы толщиной 10 мкм на замораживающем микротоме. Структура апикального аппарата сумок и других прозрачных объектов исследовалась с помощью ме-

тогда фазового контраста. Минимальные и максимальные значения размеров апотециев, сумок и спор при описании новых и редких видов рассчитывались по формуле $(X_{\min})\bar{x} - \alpha - \bar{x} + \alpha(X_{\max}) \times (Y_{\min})\bar{x} - \beta - \bar{x} + \beta(Y_{\max})$, где $X_{\min}$ и $Y_{\min}$ — минимальные значения параметров, $X_{\max}$ и $Y_{\max}$ — максимальные значения параметров, $\bar{x}$ — среднее арифметическое значение параметра, α и β — среднее стандартное отклонение:

$$\alpha(\beta) = \sqrt{\frac{n \sum x^2 - (\sum x)^2}{n(n-1)}},$$

где n — число измерений, x — значения измеряемых параметров.

Химические реакции исследовали по общепринятой методике с использованием следующих веществ: KOH (K) — 10%-ный раствор; HNO₃ (H) — 10%-ный раствор; J — 1 мг J₂ в 100 мл 10%-ного раствора KJ.

Район исследования — Голарктическое флористическое царство — мы понимаем в общепринятых границах (Тахтаджян, 1970, 1974, 1978; Толмачев, 1974; и др.) Столь огромный регион выбран неслучайно. Несмотря на то, что Голарктика занимает более половины суши Земли, эту территорию (как и территорию Голантарктики) все-таки можно считать достаточно хорошо изученной для того, чтобы обобщить и проанализировать все имеющиеся данные в отношении микокалицевых грибов. Большинство микокалицевых грибов широко распространены на территории лесной зоны Голарктики и практически не встречаются за ее южными пределами. В то же время ареалы многих видов явно недостаточно исследованы в связи со сложностью их обнаружения в природе и идентификации. Рассматривая всю территорию Голарктики, мы имеем возможность наиболее полно отразить информацию об ареалах голарктических видов. Создание ключей для определения всех таксонов, описанных с территории Голарктики и за ее пределами, будет способствовать более ускоренному изучению многих, в настоящее время плохо исследованных, регионов. Голарктическое царство объединяет следующие флористические области: Циркумбореальную, Средиземноморскую, Макаронезийскую, Сахаро-Аравийскую, Ирано-Туранскую, Восточноазиатскую, Атлантическо-Североамериканскую, Область Скалистых гор и Мадреанскую. Относительно полные данные имеются по различным точкам Бореального подцарства (рис. 1). Охвачены Гипоарктика, Кавказская, Алтае-Саянская, Забайкальская и Охотско-Камчатская провинции. Скандинавия прекрасно изучена шведскими и финскими лишенологами. То же можно сказать про Центральную и Восточную Европу. Это прежде всего работы чешских, венгерских и польских лишенологов. На востоке Евразии исследования проводились в Маньчжурии и Сахалино-Хоккайдской провинции — на Курильских островах. Южнее были охвачены районы на границе Центрально-китайской и Тибетской провинций, а также дождевые тропические леса Юньнани на границе Голарктики и Палеотропического царства.

Из территории Древнесредиземноморского подцарства нами исследованы широколиственные леса Крыма и Гирканской провинции, а также леса Джунгаро-Тяньшанской провинции.

Таким образом, охвачены основные флористические области евразийской Голарктики, что дает возможность обобщить данные по микокалицевым этой территории и сравнить их с имеющимися данными по некоторым другим относительно хорошо исследованным регионам планеты.

В последнее время значительно повысился интерес к изучению микокалицевых грибов во всем мире, в том числе в Америке. Особенно это касается наиболее интересной во флористическом отношении Области Скалистых гор, где сосредоточено наибольшее в мире разнообразие хвойных пород деревьев. В последние годы в этом регионе микокалицевые грибы изучают сразу несколько исследователей. Мы сочли целесообразным включить их данные в работу для более полного эколого-географического анализа биоты микокалицевых грибов региона.

По нашему мнению, степень изученности биоты микокалицевых грибов составляет 50–60% для всего мира и 70–80% — для Голарктики. Эти цифры достаточно приблизительны и соответствуют современному уровню критериев в систематике. Проведенное исследование показало, что многие вопросы остаются нерешенными. В мире еще есть регионы, слабо изученные в отношении микокалицевых грибов. Постоянное увеличение объема информации приводит к пересмотру эволюционной оценки признаков с точки зрения прогрессивности и примитивности, изменению таксономического веса признаков и, соответственно, ранга таксонов.

Главной проблемой остается выяснение филогенетических отношений микокалицевых грибов с другими группами аскомицетов. Однако проанализированный период исследований с середины XVIII века, достигнутый прогресс дают основание полагать, что быстрое развитие геносистематики в пропорциональном сочетании с классической феносистематикой способно решить многие неразрешенные проблемы.

В заключение выражаю благодарность всем, благодаря чьей поддержке и с чьей помощью стало возможным провести настоящее исследование.

Прежде всего я глубоко признателен и благодарен моему первому учителю, профессору Н.С. Голубковой, которая долгие годы руководила моей научной работой. За тщательное рецензирование работы, ценные советы и помощь я выражаю признательность сотрудникам лаборатории лишенологии и бриологии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН.

Техническое содействие при работе со сканирующим микроскопом оказали сотрудники лаборатории электронной микроскопии Л.А. Карцева и Н.В. Ченцова, при оформлении иллюстраций неоценимую помощь оказала аспирантка СПбГУ Е.С. Кузнецова.

Особую благодарность выражаю кураторам гербариев, особенно проф. О.Б. Блюму (KW), Prof. Roland Moberg (UPS), Prof. Orvo Vitikainen (H), Dr Eva Lisická (BRA), Dr Urszula Bielchik (KRAM-L), Dr Laszlo Löcös (BP), Dr Soili Stenroos (TUR) и Dr Emily Wood (FH), а также всем коллегам-лихенологам бывшего СССР, предоставившим свои сборы в мое распоряжение. Наиболее плодотворным для меня было 25-летнее сотрудничество с крупнейшим специалистом по калициоидным грибам и лишайникам, шведским лихенологом Prof. Leif Tibell (UPS), которому я также выражаю свою признательность.

Исследования микокалициевых грибов, результаты которых представлены в данной монографии, были осуществлены при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты №№ 94-04-11457а, 96-04-10018, 99-04-49850, 02-04-49598, 05-04-48288, 06-04-62052).

Глава 1

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ПОРЯДКА MYCOCALICIALES

1.1. Развитие подходов к систематике микокалициевых грибов в истории микологии и лихенологии

Историю изучения порядка *Mycocaliciales* нельзя рассматривать отдельно от истории изучения всей группы калициоидных грибов и лишайников, поскольку до самого последнего времени его представители рассматривались систематиками в рамках единой группы порошкоплодных лишайников — порядка *Caliciales*, стоящей особняком от остальной лихенобиоты, хотя многие исследователи признавали филогенетическую гетерогенность этого порядка.

Несмотря на то, что сем. *Mycocaliciaceae* описано только в 1970 г. (Schmidt, 1970b), а пор. *Mycocaliciales* — в 2000 г. (Tibell, Wedin, 2000), микокалициевые грибы, как и все представители калициоидных грибов и лишайников, привлекали к себе повышенное внимание с самого раннего этапа развития лихенологии. История изучения порошкоплодных лишайников началась с описания С. Linnaeus (1753) *Mucor furfuraceum* L. [*Chaenotheca furfuracea* (L.) Tibell] — самого широко распространенного в мире представителя этой группы. Через 40 лет (Persoon, 1794), с описанием самого распространенного в мире вида микокалициевых — *Calicium subtile* Pers. [*Mycocalicium subtile* (Pers.) Szatala], начинается история изучения пор. *Mycocaliciales*.

Первое детальное исследование порошкоплодных лишайников появляется в трудах Е. Acharius (1794, 1796, 1798), в которых он разработал первую классификацию лишайников, описав 3 семейства на основании формы роста слоевища. К одному из них — *Lichenes crustacei* — он относит и род *Calicium*, в который долгое время будут включать все микокалициевые грибы. В более поздних фундаментальных трудах Acharius — «Metodus Lichenum...» (Acharius, 1803) и «Lichenographia Universalis» (Acharius, 1810) — отношение к рангу порошкоплодных лишайников не изменилось. Однако в серии работ «Plantae Calicioideae» (Acharius, 1815, 1816, 1817), специально посвященных порошкоплодным лишайникам, Acharius возводит эту группу в ранг семейства, описывает ряд новых родов и большое количество видов, 3 из которых в настоящее время относятся к пор. *Mycocaliciales*: *Calicium pullatulum* Ach. [*Stenocybe pullatula* (Ach.) Stein], *Calicium pusillum* Ach. [*Chaenothecopsis pusiola* (Ach.) Vain.] и *Calicium pusillum* Ach. [*Chaenothecopsis pusilla* (Ach.)

A.F.W. Schmidt]. Здесь же Acharius вводит понятие «мазедий» для обозначения массы спор на поверхности диска апотециев, наличие которой характерно для грибов с прототуникатными сумками. С этого момента на основании наличия мазедия в группу порошкоплодных лишайников на протяжении 150 лет будут объединяться грибы и лишайники, значительно отличающиеся друг от друга по морфологическим и биологическим признакам (рис. 2, вклейка).

Впервые все грибы и лишайники, образующие мазедий (то есть порошкоплодные) объединил E. Fries (1817) в своей работе «Lichenum dianome nova», возведя их в ранг порядка, что не всегда признавалось в крупных таксономических трудах того времени (Gray, 1821; Fée, 1824). Однако после появления фундаментальной классификации Fries «Systema Orbis Vegetabilis» (Fries, 1825), в которой он идентифицирует порядок *Coniothalami*, калициоидные грибы и лишайники почти во всех крупных работах XIX века приводятся как единая группа высокого таксономического ранга (Meyer, 1825; Sprengel, 1827; Duby, 1830; Wallroth, 1831; Turner, Borrer, 1839; de Notaris, 1846; Montagne, 1846; Schaerer, 1850; Massalongo, 1855; Koerber, 1855; Nylander, 1855; и др.; см. табл. 1). В этой же работе (Fries, 1825) описан род *Sphinctrina* Fr. — первый род из признаваемых в настоящее время родов порядка *Mycocaliciales*, однако Fries не включил его в порядок *Coniothalami*.

Начиная с работ G. de Notaris (1846), происходит качественный скачок в систематике грибов и лишайников в связи с использованием микроскопа для изучения формы и структуры сумок и спор. В результате этого к середине XIX века были описаны практически все роды порошкоплодных лишайников, принятые в настоящее время. В отношении микокалициевых грибов наиболее значительную роль сыграли работы W. Nylander (1855, 1857a, 1857c, 1860, 1864, 1867a, 1888b, 1896, 1900 и др.), описавшего еще 2 рода из порядка *Mycocaliciales* — *Stenocybe* Nyl. ex Koerb. и *Pyrgidium* Nyl. — и 14 новых видов сем. *Mycocaliciaceae*. Значительный вклад в систематику микокалициевых грибов был внесен также и другими исследователями (Turner, Borrer, 1839; Koerber, 1855, 1865; T.M. Fries, 1861; Trevisan, 1862; Stizenberger, 1862; Zahlbruckner, 1903).

A. Zahlbruckner (1903) в своей классификации идентифицирует 3 семейства калициоидных грибов и лишайников, принятые в настоящее время — *Caliciaceae* (в это семейство вошли и микокалициевые грибы), *Cypheliaceae* и *Sphaerophoraceae* (табл. 1). Классификация Zahlbruckner оставалась доминирующей до второй половины XX века.

В конце XIX века, в результате работ A. de Bary, обобщенных S. Schwendener (1860), а также русских ученых А.С. Фаминцына и О.В. Баранецкого (Фаминцын, 1870) была открыта двойственная природа лишайников, в результате чего лишайники стали объединять с грибами в единые филогенетические системы.

Приоритет в этом отношении принадлежит финскому исследователю E. Vainio, который делает первую попытку перейти от описательного принципа в систематике к созданию филогенетической системы лишайников. В своей «Étude...

Таблица 1
Развитие подходов к систематике калициоидных грибов и лишайников в истории лихенологии

Автор	Год	Принимаемые таксоны			В ранге рода
		В ранге порядка и выше	В ранге подсемейства и выше	В ранге семейства и выше	
Persoon	1794	Angiocarpi			Calicium
Acharius	1794	Ginnocarpi			Calicium
		Lichenes crustacei			Calicium
	1803	Stereothalami			Calicium (sect. Phacotium, Strongilium, Acolium)
		Idiothalami			Calicium
		Coenothalami			Sphaerophorus
	1814	Classis Idiothalami, ordo Homogenei			Calicium, Coniocybe, Cyphelium, Limboria
Fries	1815	Classis Coenothalami, ordo Cephaloidei			Rocella, Rhizomorpha, Sphaerophoron
		Calicioidea			Calicium, Conioloma, Coniocybe, Cyphelium
	1817	Classis Gymnothalami, ordo Coniocarpi	*Algosi		Acolium, Calicium
Fée	1824	Calicioidea	*Fungosi		Isidium, Sphaerophoron, Stereocaulon
Fries		Sphaerophores			Sphaerophoron
	1825	Ordo Gasterothalami	Trib. Sphaerophoreae		Calicium, Coniocybe, Trachylia
Meyer		Ordo Coniothalami			Calicium, Coniocybe, Sphaerophorus
	1825	Lichenes Gymnospori, ordo Coniocarpi			
Wallroth		Ordo Pyrenocymatii			
	1831	Ordo Discocymatii			
Rabenhorst		Ordo Coniocymatii			Calicium, Coniocybe, Sphaerophorus
			Fam. Calicieae		Calicium, Coniocybe, Trachylia
	1845	Ordo Podetiosporae	Fam. Coniocarpeae		Coniocarpon
			Fam. Sphaerophoreae		Siphula, Sphaerophorus

Автор	Год	Принимаемые таксоны		
		В ранге порядка и выше	В ранге подсемейства и выше	В ранге рода
Schaefer	1850	Lichenes capitati, ordo Calicioidei		Calicium , Coniocybe, Embolus
		Lichenes capitati, ordo Sphaerophorei		Sphaerophorus
		Lichenes discoidei		
		Lichenes verrucarioidei		
Massalongo	1855	Ser. Gnesiolichenes B. Angiocarpi, ordo Sphaerophoraceae	Trib. Sphaerophoreae	Siphula, Sphaerophorus
		Ser. Mycolichenes, ordo Caliciaceae	Trib. Acolieae	Acolium
Koerber	1855–1865	Ser. Lichenes Heteromerici, ordo Lichenes thamnoblasi	Trib. Caliciaceae	Calicium , Cyphelium, Sphinctrina
		Ser. Lichenes Heteromerici, ordo Lichenes kryoblasi	Trib. Coniocybeae	Coniocybe
Nylander	1857b	Lichenaceae, ser. Epiconioidi	Pyrenocarpi (Angiocarpi), Fam. Sphaerophoreae	Sphaerophorus, Siphula
		Ascomycetes, Riehe Gymnocarpeae, Unterreihe Coniocarpineae	Discomycetes (Gymnocarpi), Fam. Caliciaceae	Acolium, Calicium , Chaenotheca, Cyphelium, Lahmia, Poetschia, Sphinctrina , Stenocybe
Vainio	1890	Ascomycetes, Riehe Gymnocarpeae, Unterreihe Coniocarpineae	Trib. Calicieae	Calicium , Chaenotheca, Cyphelium, Sphinctrina , Stenocybe
		Ascomycetes, Riehe Gymnocarpeae, Unterreihe Coniocarpineae	Trib. Sphaerophorei	Sphaerophorus, Tylophoron
Zahlbruckner	1903	Ascomycetes, Riehe Gymnocarpeae, Unterreihe Coniocarpineae	Coniocarpeae	Acolium, Acrosyphus, Calicium , Chaenotheca, Coniocybe, Mycocalicium , Pyrgillus, Pleurocybe, Sphaerophorus, Tholurna, Tylophorella, Tylophoron
		Ascomycetes, Riehe Gymnocarpeae, Unterreihe Coniocarpineae	Cyclocarpeae	
Zahlbruckner	1903	Ascomycetes, Riehe Gymnocarpeae, Unterreihe Coniocarpineae	Graphideae	
		Ascomycetes, Riehe Gymnocarpeae, Unterreihe Coniocarpineae	Fam. Caliciaceae	Calicium , Chaenotheca, Cyphelium, Sphinctrina , Stenocybe
Zahlbruckner	1903	Ascomycetes, Riehe Gymnocarpeae, Unterreihe Coniocarpineae	Fam. Cypheliaceae	Cyphelium
		Ascomycetes, Riehe Gymnocarpeae, Unterreihe Coniocarpineae	Fam. Sphaerophoraceae	Sphaerophorus

Автор	Год	Принимаемые таксоны		
		В ранге порядка и выше	В ранге подсемейства и выше	В ранге рода
Vainio	1927	Discolichenes, Coniocarpeae	Trib. Calicieae	Calicium , Caliciella , Chaenotheca, Chaenothecopsis , Coniocybe, Coniocybopsis, Cyphelium, Embolidium , Microcalicium, Mycocalicium , Phacotiella , Roesleria, Sphinctrina , Stenocybe , Strongyleuma , Strongilopsis
			Trib. Sphaerophoreae	Sphaerophorus
			Trib. Tholurneae	Tholurna
			Fam. Calicieae, Unterfam. Caliciaceae	Calicium , Chaenotheca, Chaenothecopsis , Coniocybe, Strongilopsis
Nõdvornik	1942c		Fam. Calicieae, Unterfam. Cypheliaceae	Allophoron, Cypheliopsis, Cyphelium, Farriola, Heterocyphelium, Pseudacolum, Pyrgidium , Pyrgillocarpon, Pyrgillus, Schistophoron, Stephanophoron, Texosporium, Tylophorella, Tylophoron,
				Embolidium , Mycocalicium , Sphinctrinella , Stenocybe
				Calicium , Caliciella , Chaenotheca, Chaenotheciella, Chaenothecopsis , Chroocybe, Coniocybe, Coniocybopsis, Embolidium , Microcalicium, Mycocalicium , Phacotiella, Pyrgidium , Roesleria, Sphinctrina , Stenocybe , Strongyleuma , Strongilopsis, Vainonia
Rusmen	1943	Discolichenes, Coniocarpeae	Fam. Caliciaceae, Unterfam. Calicioideae	Carlusia, Cyphelium, Cypheliopsis, Farriola, Heterocyphelium, Mycacolum, Pseudacolum, Pyrgillus, Schistophoron, Tylophoron, Tylophorella
			Fam. Caliciaceae, Unterfam. Cyphelioidae	Acrosyphus, Pleurocybe, Sphaerophorus, Calicidium
			Fam. Sphaerophoraceae	Tholurna

Автор	Год	В ранге порядка и выше	Принимаемые таксоны	
			В ранге подсемейства и выше	В ранге рода
Schmidt	1970b	Caliciales	Mycocaliciaceae	Chaenothecopsis, Mycocalicium, Phaeocalicium, Stenocybe, Strongyleuma Allophoron, Calicium, Carlosia, Chaenotheca, Coniocybe, Coniocybopsis, Cyphelium, Cyphelopsis, Fariolia, Pyrgidium , Pyrgillocarpon, Sphinctrina , Schistophoron, Stephanophoron, Texosporium, Tylophorella, Tylophoron
			Caliciaceae	
Poelt	1973	Caliciales	Mycocaliciaceae	Chaenothecopsis, Mycocalicium, Phaeocalicium, Stenocybe, Strongyleuma
			Sphaerophoraceae	Acrocyphus, Pleurocybe, Pseudosphaerophorus, Sphaerophorus, Tysanophoron
			Tholumaceae	Tholurna
			Caliciaceae	Acrocyphus, Calicium, Cyphelium, Texosporium, Thelomma, Tholurna
Tibell	1984	Caliciales	Caliciaceae	Calicidium
			Coniocybaceae	Chaenotheca, Cybebe
			Microcaliciaceae	Microcalicium
			Mycocaliciaceae	Chaenothecopsis, Mycocalicium, Phaeocalicium, Stenocybe
			Sclerophoraceae	Sclerophora
			Sphaerophoraceae	Sphaerophorus
			Sphinctrinaceae	Pyrgidium, Sphinctrina
			Роды, не объединенные в семейства	Acrocyphus, Heterocyphelium, Nadvornikia, Pyrgillocarpon, Pyrgillus, Schistophoron, Tylophorella, Tylophoron
Tibell, Wedin	2000	Mycocaliciales	Mycocaliciaceae	Chaenothecopsis, Mycocalicium, Phaeocalicium, Stenocybe
			Sphinctrinaceae	Pyrgidium, Sphinctrina

Примечание. Жирным шрифтом выделены таксоны, в которые попадали представители микокалицевых грибов.

Lichens du Brésil» (Vainio, 1890) Vainio впервые объединил грибы и лишайники в единую ветвь — *Ascophyta*, выделяя при этом 2 большие группы *Gymnocarpeae* и *Pyrenocarpeae*. Каждая из групп содержала по 2 класса — один класс лишенизированных и один — нелихенизированных грибов. Таким образом, лишенизированные аскомицеты оказались в двух разных классах — *Discolichenes* и *Pyrenolichenes*. Класс *Discolichenes* Vainio разделил на 3 группы: *Graphideae*, *Cyclocarpeae* и *Coniocarpeae* с двумя трибами — *Sphaerophoreae* и *Calicieae*. Продолжая традиционно использовать морфолого-анатомические признаки в систематике, Vainio в то же время уделяет большое внимание биологии видов, разделив все виды на лишенизированные (лишайники), сапрофиты-паразиты на лишайниках и нелихенизированные сапрофиты. На основании биологических признаков Vainio (1927) описывает много новых родов (табл. 1), из которых 2 признаны в настоящее время — *Mycocalicium* Vain. ex Reinke и *Chaenothecopsis* Vain.

Среди грибов находятся калиционидные лишайники и в других филогенетических системах. В частности, F.E. Clements (1909) включает калиционидные грибы и лишайники в порядок *Pezizales*, H.M. Fitzpatrick (1920) рассматривает их в пределах семейства *Coryneliaceae*.

Идеи Vainio о филогенетическом единстве лишенизированных и нелихенизированных аскомицетов, однако, не были поддержаны, несмотря на открытие двойственной природы лишайников. Этому способствовало возникновение концепции симбиогенеза как самостоятельного эволюционного процесса, поддержанной многими учеными того времени (Фаминцын, 1907; Мережковский, 1909; Данилов, 1910; Козо-Полянский, 1921).

Отмечая неоднократно отсутствие мазедия у некоторых представителей порошкоплодных лишайников, Vainio (1927) все же рассматривает их как единую группу *Coniocarpeae* в пределах класса *Discolichenes* (табл. 1). Выдвинутый Zahlbruckner (1926a) постулат о том, что порошкоплодные лишайники представляют собой идеальную модель филогенетически единой группы, практически не оспаривался в последующие 50 лет. Представление о лишайниках как о лишенизированных грибах получило широкое распространение только после опубликования речи R. Santesson (1950) на VII ботаническом конгрессе.

V. Räsänen (1943) продолжил выделение родов по принципам Vainio (табл. 1), однако все они не были приняты.

Приблизительно к этому времени относится описание монотипного рода *Protocalicium* Н.Н. Ворониным с Кавказа (Воронихин, 1927).

Значительный этап в познании микокалицевых грибов связан с работами J. Nádvořík (1932a, 1932b, 1934, 1936, 1937a, 1937b, 1940a, 1940b, 1941a, 1941b, 1942a, 1942b, 1942c). Первоначально Nádvořík принимает классификацию Vainio, основанную на биологии видов, так же как и морфологии слоевища и апотециев, однако позднее он исключает нелихенизированные роды из сем. *Caliciaceae* и закрывает часть родов, описанных Vainio. Nádvořík впервые акцентирует внимание на необходимости исследования анатомии плодовых тел для разграниче-

ния таксонов, что привело позднее к значительному прогрессу в таксономических исследованиях. Ему также принадлежит открытие необычного типа онтогенеза сумок, при котором сумки формируются из аскогенных гиф без прохождения стадии крючка (Nádvořník, 1941b). В своих работах Nádvořník описал 4 новых рода порошкоплодных лишайников и 5 видов сем. *Mycocaliciaceae*. Он же впервые издает эксикаты по этой группе — «*Calicieae exsiccatae*». Систему Nádvořník почти полностью принимают А.Н. Окснер (19566) и Z. Tobolewski (Tobolewski, 1966; Nowak, Tobolewski, 1975).

Окснер (1956a) создает одну из первых филогенетических систем грибов и лишайников, в которой у основания эволюционного древа лишенизированных дискомицетов находятся грибы порядка *Pezizales* (рис. 3). Как полагал Окснер, на раннем этапе эволюции лишайников от основной ветви лишенизированных грибов отделились порошкоплодные лишайники, эволюционировавшие в сторону образования мазедия. Для лучшего рассеивания спор произошло поднятие апотециев на ножки и развитие кустистого слоевища (у сферофоровых лишайников). Как видно из рис. 3, у основания филогенетического древа аскомицетов Окснер располагает примитивные сумчатые грибы из группы плектдомицетов. Рядом с эврициевыми грибами находятся калиционидные грибы и лишайники во многих филогенетических построениях того времени.

В значительной степени опираясь на работы Nádvořník, A. Schmidt (1970a, 1970b), исследовав анатомию плодовых тел и структуру апекса сумок, пришел к выводу, что среди калиционидных грибов и лишайников есть четко выделяемая группа лишенизированных видов с активным распространением спор. Эти виды Schmidt объединил в сем. *Mycocaliciaceae*, описав при этом еще один из существующих в семействе родов — род *Phaeocalicium*. Главными критериями в систематике, кроме традиционных морфологических признаков, Schmidt считает анатомию плодовых тел, в первую очередь эксципула и ножки, и характер апикального аппарата сумок (табл. 2). Schmidt признает также род *Strongyleuma* Vain., впоследствии закрытый Tibell (1984b).

А. Henssen и Н. Jahns (1974), по-прежнему рассматривая порядок *Caliciales* как монофилетическую группу, не выразили определенного мнения по поводу семейства *Mycocaliciaceae*, включив его в порядок *Caliciales* как «Anhang».

Последний этап, продолжающийся по настоящее время, связан с работами шведского профессора L. Tibell (1971, 1976, 1978b, 1980, 1984b, 1987b, 1996a, 1996b, 1998c, 1999; Löfgren, Tibell, 1979; и др.). Он впервые использует при изучении калициевых лишайников методы электронной (трансмиссионной и сканирующей) микроскопии, методы хемотаксономии и позднее методы геносистематики. В своей первой фундаментальной критической работе по порошкоплодным лишайникам Tibell (1984b) описывает несколько новых семейств, «восстанавливает» сем. *Sphinctrinaceae* — одно из двух семейств современного порядка *Mycocaliciales*. В своих работах Tibell придает большое значение онтогенезу сумок и спор, формированию микроструктуры поверхности спор (Tibell, 1975,

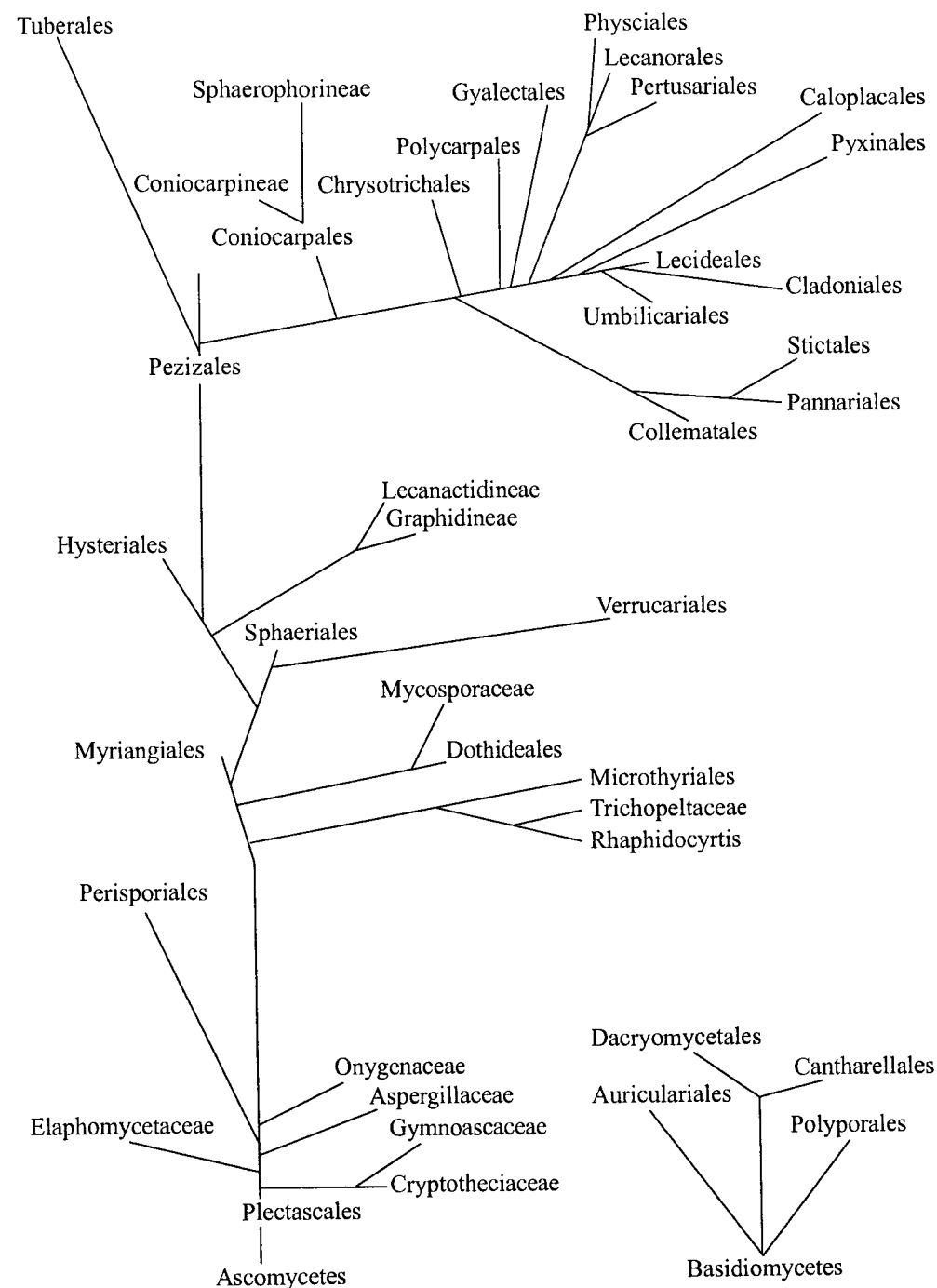


Рис. 3. Схема филогенетических связей аскомицетов по Окснеру (1956a).

Таблица 2
Классификация и основные таксономические критерии семейства *Mycocaliciaceae* по Schmidt (1970b)

Род	Основные таксономические признаки			Форма, размер и строение спор
	Внешние признаки апотециев	Структура апотециев	Форма, размер сумок, строение апикального аппарата	
<i>Chaenothecopsis</i>	Апотеции черные, иногда на светлых у основания ножках	Ножка состоит из 2 слоев гиф, наружный слой сформирован более темными, антиклинально направленными гифами, внутренний состоит из более рыхлых, светлых, в основном периклинально ориентированных гиф, эксципул слабо развит, сформирован прозоплектенхимой	Сумки цилиндрические, 25–40 мкм дл., апикальное утолщение пронизано каналом	Споры одно- или 2-клеточные, эллипсоидные, светло-коричневые, 5–10 мкм дл.
<i>Mycocalicium</i>	Апотеции на черных ножках	Ножка состоит из темно-коричневых, периклинально ориентированных гиф, эксципул хорошо развит, сформирован прозо- или параплектенхимой	Сумки цилиндрические, 40–50 мкм дл., апикальное утолщение без канала	Споры одноклеточные, веретеновидные, коричневые, 5–8 мкм дл.
<i>Phaeocalicium</i>	Апотеции черные, иногда на светлых у основания ножках	Ножка состоит из темно-коричневых в наружной части и светлых во внутренней части, периклинально ориентированных гиф, эксципул хорошо развит, сформирован прозоплектенхимой	Сумки цилиндрические, 80–100 мкм дл., апикальное утолщение без канала	Споры 2-клеточные, эллипсоидные, светлые или темно-коричневые, 10–15 мкм дл.
<i>Stenocybe</i>	Апотеции на черных ножках	Ножка состоит из темно-коричневых, периклинально ориентированных гиф, эксципул хорошо развит, сформирован прозоплектенхимой	Сумки цилиндрические, 100–150 мкм дл., апикальное утолщение без канала	Споры 4-клеточные, веретеновидные, коричневые, 15–25 мкм дл.
<i>Strongylema</i>	Апотеции сидячие	Ножка состоит из 2 слоев гиф, наружный слой сформирован более темными, антиклинально направленными гифами, внутренний состоит из более рыхлых, светлых, в основном периклинально ориентированных гиф, эксципул слабо развит, сформирован прозоплектенхимой	Сумки цилиндрические, 25–40 мкм дл., апикальное утолщение пронизано каналом	Споры одно- или 2-клеточные, эллипсоидные, светло-коричневые, 5–10 мкм дл.

1978b, 1981c, 1984b; Tibell, Höfsten, 1968; и др.), он впервые описывает несколько типов орнамента спор, различных по онтогенезу. Также впервые Tibell исследует микобионты порошкоплодных лишайников в культуре. Им получены и описаны анаморфы многих видов микокалициевых лишайников (Tibell, 1990, 1991a, 1993a, 1993b, 1995, 1997; Tibell, Constantinescu, 1991; и др.), некоторые из них впоследствии удалось идентифицировать в природе. В своих работах Tibell описывает большое количество видов калициоидных грибов и лишайников, среди них 23 вида из пор. *Mycocaliciales*.

На основании результатов кладистического анализа Tibell (1984b) сделал предположение о филогенетическом единстве семейств *Caliciaceae*, *Sphinctrinaceae* и *Mycocaliciaceae* (рис. 4), отделяя эти семейства таким образом от других калициоидных грибов и лишайников. При этом прототуникатные сумки и пассивное распространение спор у видов семейств *Caliciaceae* и *Sphinctrinaceae* рассматриваются как апоморфный признак, возникавший неоднократно в процессе эволюции грибов.

Идея о полифилетичности порядка *Caliciales* привела к исключению из него целого ряда родов. Так, *Pyrgillus* и *Pyrgillocarpon* перенесены в порядок *Pyrenulales* (Aptroot, 1991), *Nadvornikia* — в порядок *Thelotremales* (Harris, 1990).

А. Tehler (1990, 1996) рассматривает *Caliciales* с прототуникатными сумками как «сестринскую» группу по отношению к другим аскомицетам.

Великие открытия XX века — теория матричного синтеза Н.К. Кольцова и синтез ДНК А.Н. Белозерским в 1934 г. — «наполнили материальным содержанием понятие генотип» (Антонов, 2000). Методы сравнительной морфологии стали терять авторитет для систематиков, особенно после появления теории «молекулярных часов эволюции», с помощью которых надеялись датировать время дивергенции в группах, для которых отсутствовала палеонтологическая информация (Антонов, 2000).

С развитием геносистематики в конце XX века появились принципиально новые данные о филогенетических связях микокалициевых грибов, основанные на сравнительном анализе последовательностей нуклеотидов ДНК. Первые данные геносистематики свидетельствуют в пользу того, что отдельные лишайниковые представители калициоидных грибов филогенетически близки к лишайникам порядка *Lecanorales* (Gargas, Taylor, 1992, 1995; Wedin, 1993; Gargas, de Priest, Grube, 1995; Wedin, Tehler, Gargas, 1998; Tibell, Wedin, 2000; Wedin, Doring, Ekman, 2000; Wedin et al., 2000; Wedin, Baloch, Grube, 2002; Tibell, 2003). В то же время, геном некоторых видов семейства *Mycocaliciaceae* и рода *Sphinctrina* оказался более сходным с геномом примитивных сумчатых грибов из группы плектомицетов (*Eurotiales*, *Onygenales*), характеризующихся, как и образующие мазедий калициевые, прототуникатными сумками и пассивным распространением спор (Wedin, Tibell, 1997; Angeles Vinuesa et al., 2001; рис. 5). Во многом в связи с полученными молекулярно-генетическими данными сем. *Mycocaliciaceae* было объединено с сем. *Sphinctrinaceae* в пор. *Mycocaliciales* (Tibell, Wedin, 2000).

Таким образом, к концу XX века большинство представителей калициоидных грибов и лишайников оказались в разных порядках (табл. 3). В последних системах аскомицетов (Eriksson, Winka, 1997; Eriksson et al., 2003) микокалицевые грибы находятся среди порядков с неопределенным систематическим положением.

Таблица 3

Систематическое положение калициоидных грибов и лишайников (*Caliciales sensu lato*) на 2006 г.

Порядок	Семейство	Род	Число видов	
<i>Arthoniales</i>	—	<i>Wegea</i>	1	
<i>Lecanorales</i>	<i>Caliciaceae</i>	<i>Acroscyphus</i>	1	
		<i>Calicium</i>	25	
		<i>Cyphelium</i>	11	
		<i>Texosporium</i>	1	
		<i>Thelomma</i>	7	
		<i>Tholurna</i>	1	
	<i>Calicydiaceae</i>	<i>Calicydium</i>	1	
	<i>Sphaerophoraceae</i>	<i>Budonophoron</i>	21	
		<i>Leifidium</i>	1	
<i>Sphaerophorus</i>		5		
<i>Mycocaliciales</i>	<i>Mycocaliciaceae</i>	<i>Chaenothecopsis</i>	64	Всего 115 видов
		<i>Mycocalicium</i>	13	
		<i>Phaeocalicium</i>	20	
		<i>Protocalicium</i>	1	
		<i>Stenocybe</i>	9	
	<i>Sphinctrinaceae</i>	<i>Pyrgidium</i>	1	
		<i>Sphinctrina</i>	7	
<i>Ostropales</i>	<i>Thelotremataceae</i>	<i>Nadvornikia</i>	2	
<i>Pyrenulales</i>	<i>Pyrenulaceae</i>	<i>Pyrgillus</i>	3	
		<i>Mazaediothecium</i>	1	
Семейства, не включенные в порядки	<i>Coniocybaceae</i>	<i>Chaenotheca</i>	26	
	<i>Microcaliciaceae</i>	<i>Microcalicium</i>	4	
	<i>Sclerophoraceae</i>	<i>Sclerophora</i>	6	
Роды, не включенные в семейства		<i>Allophoron</i>	1	
		<i>Heterocyphelium</i>	1	
		<i>Schistophoron</i>	2	
		<i>Tylophorella</i>	1	
		<i>Tylophoron</i>	4	
Общее число видов			240	

Примечание. Жирным шрифтом выделены названия таксонов микокалицевых грибов.

1.2. Критерии вида микокалицевых грибов

Как отмечено выше, наши собственные исследования основаны исключительно на анатомо-морфологических данных, полученных методами классической, то есть фенотипической систематики, и на данных по экологии и современному географическому распространению видов, что вполне может не соответствовать быстро накапливающимся в литературе результатам кладистики и геносистематики. Однако, в связи со сказанным, необходимо отметить, что нередко публикуемые противопоставления классической систематики и филогении не совсем объективны. Например, К.С. Байков (2003) пишет: «На основе методологии Hennig (1966) разработан новый подход к упорядочиванию знаний о разнообразии живого мира... где особое внимание уделено понятию «филогенетическое событие». История формирования вида может быть рассмотрена как последовательность филогенетических событий... В систематике виды сравнивают по наборам признаков, в филогенетике — по последовательности изменений этих признаков. В первом случае получаем систему видов, основанную на общем сходстве и различии, во втором — на единстве происхождения».

Н.Ю. Клюге (2000) пишет, что «основные принципы филогенетической систематики, в том числе кладистики, были использованы еще в работах Ламарка... Заслуга Hennig состоит только в том, что он конкретно сформулировал эти принципы». Со времени дозволюционной систематики, ставившей задачи группирования растений по общему сходству и давшей огромные результаты еще до появления филогенетики в XIX веке, до настоящего времени «вырабатываемые систематиками представления получали почетный статус общебиологических законов эволюции» (Тимонин, 2001).

Термин «вид» используется в систематике как основная категория среди рангов таксонов. Тем не менее, нет единого подхода к определению понятия «вид». Так, В. Грант (1984) рассматривает несколько типов видов: 1 — таксономические виды (группы морфологически сходных индивидуумов); 2 — биологические виды (группы организмов с половым размножением, рассматриваемые в настоящий период времени); 3 — микровиды (популяции бесполовых организмов); 4 — последовательные виды (филетические линии) и 5 — биосистематические виды (популяции гибридных организмов).

Постоянное увеличение объема информации заставляет пересматривать таксономический вес признаков и в связи с этим ранги отдельных таксонов; тем не менее, популяционно-видовой уровень организации живого мы рассматриваем, следуя большинству исследований в области биоэкологии (Вавилов, 1920; Комаров, 1940; Майр, 1947; Завадский, 1954; Грант, 1991; и др.), как «единственный и специфический субстрат (поле действия) естественного отбора. Его отличительными чертами являются как способность, существуя в течение заранее не определенного времени, сохранять свой status quo, так и способность к эволюционным преобразованиям» (Завадский, 1961).

Определение понятия «вид» для грибов, в частности для аскомицетов, имеет свои специфические черты в связи с их биологическими особенностями как гетеротрофных организмов и в связи с их плеоморфизмом. Однако разработка концепции вида в микологии, на наш взгляд, не привела к принципиальному отличию подходов к выделению вида у грибов от общебиологических критериев вида (Ячевский, 1927; Головин, 1940, 1958; Купревич, 1949; Васильков, 1958; Каратыгин, 1974; Наумов, 1978; Коваленко, 1984; Пармасто, 1986; Томилин, 1986; Бондарцева, 1989; Васильева, 1990). В частности, П.Н. Головин (1958) пишет: «...понятие вида у грибов не отличается от такого же понятия у других живых организмов. У грибов вид также является, с одной стороны, определенным этапом эволюции, ступенью филогенетического их развития, а с другой — основной таксономической единицей. В основе видообразования, а следовательно и понятия вида, в силу своеобразного образа жизни грибов как гетеротрофных организмов, лежит их функциональная изменчивость и функциональные признаки. Эти признаки и свойства, будучи первичными по происхождению и значению, обуславливают и морфологические, и другие особенности организмов, обязательно принимающиеся во внимание при характеристике вида».

Таким образом, вид у микокалицевых грибов мы понимаем в общепринятом смысле, как совокупность популяций особей, населяющих определенный ареал, обладающих общим генофондом, рядом общих морфо-физиологических признаков и типов взаимоотношений с биотической и абиотической средой и отделенных от других таких же совокупностей популяций особей определенным хиату-сом и отсутствием гибридных форм (Биологический словарь, 1989).

Проведенное анатомо-морфологическое исследование микокалицевых грибов, а также изучение их биологии (главы 2–5), особенно на примере географически изолированных популяций, позволило определить критерии, наиболее существенные при выделении видов микокалицевых грибов.

Эволюционная оценка признаков с точки зрения их «продвинутости» или примитивности является одной из самых сложных проблем при изучении филогенетических связей организмов. В кладистическом анализе разработан удобный, хотя и упрощенный подход к оценке продвинутости признаков в понятиях апоморфии (прогрессивности) и плезиоморфии (первичности). Однако анализ филогении на основе синапоморфий предполагает достаточно произвольное определение полярности признака на основе принципа внешней группы; кладистический анализ не допускает обратимости эволюционных преобразований и существования независимо возникающих гомологичных признаков, что не согласуется с законом гомологических рядов (Вавилов, 1920); также подвергается критике «принцип экономности» при построении филогенетических деревьев (Клюге, 2000).

При отсутствии палеобиологических данных наиболее объективным подходом к оценке значимости признаков вида является анализ современного состояния популяций вида, оценка его репродуктивного успеха и анализ стабильности на всем ареале вида.

Таблица 4

Характеристика устойчивости признаков грибов пор. *Mycocaliciales*

Признак		1	2	3
Внешние параметры апотециев	1	Высота апотеция		+
	2	Толщина ножки апотеция		+
	3	Отношение высоты апотеция к толщине ножки	+	
	4	Диаметр диска апотеция		+
	5	Наличие мазедия на поверхности диска	+	
	6	Наличие налета на поверхности апотеция		+
	7	Структура поверхности апотеция	+	
	8	Форма головки апотеция		+
	9	Цвет головки апотеция	+	
	10	Форма ножки апотеция		+
	11	Цвет ножки апотеция		+
Анатомические признаки апотециев	12	Толщина эпитеция		+
	13	Консистенция и структура эпитеция		+
	14	Цвет эпитеция	+	
	15	Высота гимения		+
	16	Структура гипотеция	+	
	17	Высота гипотеция		+
	18	Цвет гипотеция	+	
	19	Степень развития эксципула		+
	20	Структура эксципула (характер плектенхимы, толщина, форма и направленность гиф)	+	
	21	Цвет тканей эксципула	+	
	22	Структура ножки (характер плектенхимы, толщина, форма и направленность гиф)	+	
	23	Цвет тканей ножки		+
Сумки	24	Длина сумок		+
	25	Форма сумок	+	
	26	Наличие и структура апикального утолщения	+	
	27	Порядок расположения спор в сумке		+
Споры	28	Размер спор		+
	29	Форма спор	+	
	30	Пигментация спор		+
	31	Количество клеток в спорах		+
	32	Контрастность оболочки и перегородки спор	+	
	33	Микроструктура поверхности оболочки спор	+	
Хемотаксономические особенности	34	Наличие пигментов и жировых включений в тканях апотеция	+	
	35	Реакция тканей апотеция на действие КОН		+
	36	Реакция тканей апотеция на действие HNO ₃		+
Биологические особенности	37	Ассоциация с водорослью		+
	38	Специфичность к субстрату	+	
	39	Отношение к микроклиматическим условиям	+	
	40	Отношение к макроклиматическим параметрам		+

Примечание. Цифровые обозначения: 1 — признак стабилен на протяжении всего ареала вида; 2 — признак стабилен на протяжении ареала популяции; 3 — признак изменчивый.

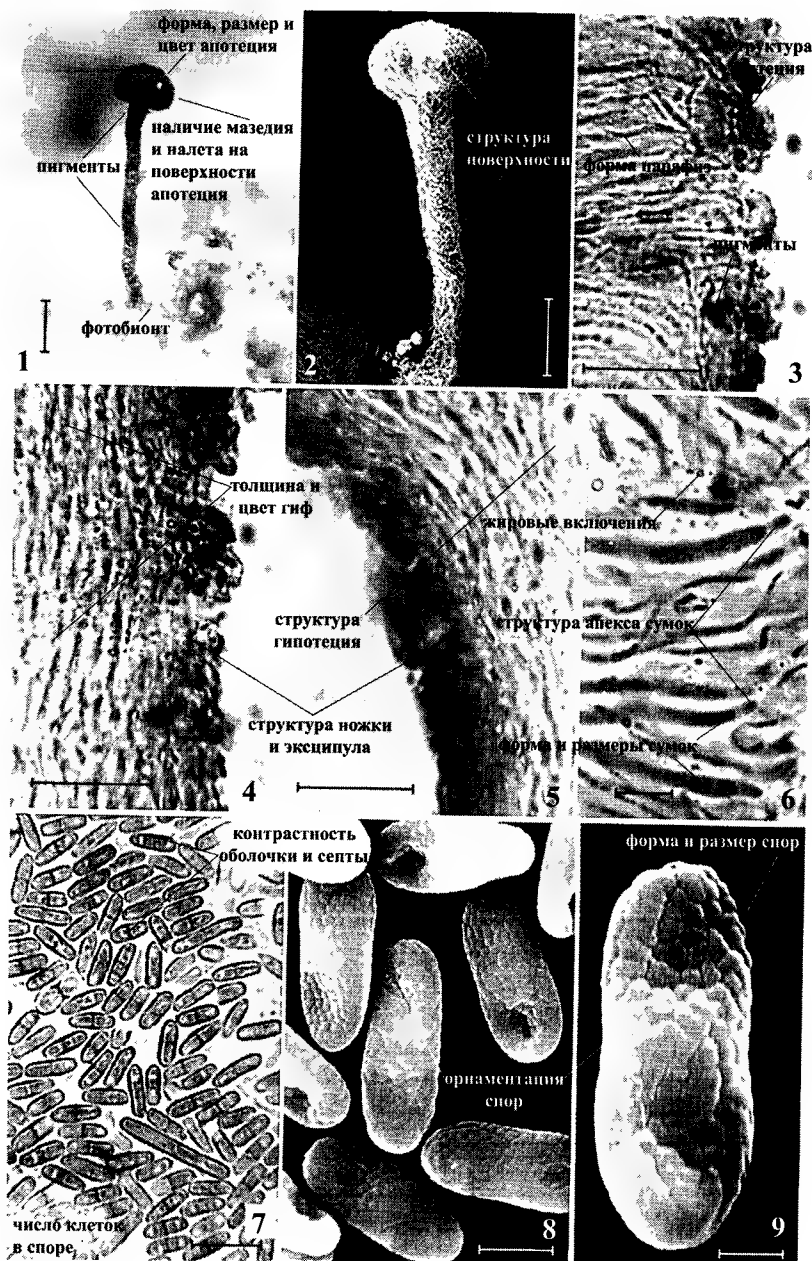


Рис. 6. Наиболее таксономически значимые признаки микокалицевых грибов (на примере *Chaenothecopsis eugenia*).

1, 2 — апотеции; 3 — эпитеций; 4 — продольный срез ножки апотеция; 5 — продольный срез экципула; 6 — сумки; 7–9 — споры. Масштаб: 1, 2 — 0,2 мм; 3–5 — 20 мкм; 6, 7 — 10 мкм; 8 — 2,5 мкм; 9 — 1 мкм.

Исследование устойчивости (стабильности) признаков на всем ареале вида позволяет делать определенные выводы об эволюционной значимости признаков.

Детальное исследование таксономических характеристик микокалицевых грибов позволило определить 17 основных (стабильных) и 30 дополнительных (нестабильных) критериев при их классификации (табл. 4). Комплекс стабильных критериев лег в основу описания видов микокалицевых грибов (рис. 6).

1.3. Региональные исследования калициоидных грибов и лишайников в Голарктике

1.3.1. Европа

Практически все перечисленные в разделе 1.1 работы касались изучения микокалицевых грибов прежде всего Европы.

Большое значение имели опубликованные в XX веке фундаментальные сводки по лишайникам, в которых были объединены уже достаточно большие сведения и по микокалицевым грибам (Zahlbruckner, 1922, 1932; Keissler, 1936–1938; Lamb, 1963; Hawksworth, 1972). Здесь можно дополнительно отметить фундаментальную сводку по порошкоплодным лишайникам Восточной Европы Ö. Szatala (1926), построенную по системе Zahlbruckner (1922). В основном на работах венгерских и чешских ботаников основаны данные по микокалицевым грибам, опубликованные для Украины (Окснер, 19566; Макаревич, 1963, 1968; Макаревич, Навроцкая, Юдина, 1982). Относительно хорошо изучены микокалицевые Крыма. После первой работы Vainio (1899), основанной на гербарии Н. Lojka, собранном в 1884–1885 гг., список микокалицевых Крыма был дополнен в работах Е.Г. Копачевской (1961, 1963а, 1963б, 1986), И.Л. Навроцкой (1984), Е.Г. Ромс (1975) и А.Н. Титова (1998а) и насчитывает в данное время 7 видов. Данные для Белоруссии (8 видов) собраны в работе В.В. Голубкова и А.Н. Титова (1990).

Отрывочные сведения о микокалицевых грибах Прибалтики имеются еще в работах XIX века (Dietrich, 1859; Neugel, 1869; Bruttan, 1870; Brenner, 1886; и др.). Позднее эти данные были объединены для Эстонии Х.Х. Трассом (1970) и для Латвии А.В. Питерансом (1982). Специально калициоидным грибам и лишайникам Эстонии посвящены работы А. Somermaa (Сымермаа, 1965, 1970; Somermaa, 1972).

Первые и в то же время значительные данные по микокалицевым Европейской России появились еще в трудах шведских и финских ботаников (Fries, 1846; Norrlin, 1876; Vainio, 1878, 1881–1883, 1927; Räsänen, 1939; Laurila, 1940; и др.). Впоследствии они были дополнены в фундаментальных работах А.А. Еленкина (1906–1911), Н.С. Голубковой (1966), А.В. Домбровской и Н.С. Шлякова (1967). В последнее время активно изучаются калициоидные грибы на северо-востоке (в Республике Коми), севере и северо-западе европейской части России (Титов,

1983а; Голубкова, Соколова, Титов, 1995; Херманссон, 1997; Пыстина, Херманссон, Титов, 1998; Голубкова, Титов, 1998; Гимельбрант, Мусякова, Титов, 2001а, 2001б; Пыстина, 2001; Тарасова, 2001; Катаева, 2002; Кузнецова, Гимельбрант, 2002; Титов, Гимельбрант, Кузнецова, 2002; Урбанавичене, 2005).

Данные по калициоидным грибам и лишайникам бывшего СССР собраны в «Определителе лишайников СССР» (Ромс, 1975).

1.3.2. Америка

Изучение микокалициевых грибов Голарктической Америки безусловно начинается с работ Е. Tuckerman (1859, 1867, 1872, 1888), в которых он описывает 3 новых для науки вида — *Calicium curtisi* Tuck. [*Phaeocalicium curtisii* (Tuck.) Tibell], *C. fuscipes* Tuck. [*Mycocalicium fuscipes* (Tuck.) Fink] и *C. ravenellii* Tuck. [*Mycocalicium ravenellii* (Tuck.) Fink]. Tuckerman публикует первый список лишайников Северной Америки (Tuckerman, 1888), впоследствии значительно дополненный В. Fink (1935). Сведения о микокалициевых Америки имеются и в работах европейских лихенологов (Nylander, 1876; Herre, 1910а, 1910б; Zahlbruckner, 1922; и др.). По гербарным материалам, хранящимся в Вене (W) и Мюнхене (M), Nádvorník (1942b) описывает 3 новых вида с территории Америки — *Mycocalicium rappii* Nádv. [*Chaenothecopsis rappii* (Nádv.) Tibell et Titov], *Mycocalicium reticulatum* Nádv. и *Sphinctrinella calicioides* Nádv. [*Mycocalicium ravenellii* (Tuck.) Fink]. После значительного перерыва в исследовании микокалициевых Северной Америки, Tibell (1975) пишет диссертацию на тему «Caliciales of Boreal North America», в которой описывает новый вид *Chaenothecopsis epithallina* Tibell и дополняет микобиоту Америки пятью новыми видами микокалициевых грибов.

В последние годы интерес к изучению микокалициевых Америки значительно вырос. Так, Т. Goward (1999) описывает 9 новых видов из Британской Колумбии, новые данные по калициоидным грибам из Северной Америки публикуются и в работах других исследователей (Selva, 1988, 1994, 1996, 2004; Petersen, Rikkinen, 1998, 1999; Rikkinen, 1998, 1999, 2003а, 2003б; Selva, Tibell, 1999). В результате проведенных исследований список микокалициевых грибов Северной Америки к 2004 году насчитывал 61 вид (см. приложение).

1.3.3. Азия

Азиатская Голарктика до последнего времени оставалась «белым пятном» в отношении микокалициевых грибов. Первые сведения о них имеются в работе Vainio (1928) по материалам экспедиции в Западную Сибирь 1880 года, в которой Vainio приводит 3 вида микокалициевых грибов. Отдельные упоминания о нахождении микокалициевых грибов имеются для Российской Арктики (Макарова, Катенин, 1983; Титов, 1984а; Andreev, Kotlov, Makarova, 1996), Урала (Рябкова, 1998), Алтая (Седельникова, 1990; Давыдов, 2001а), Западной Сибири (Доб-

рыш, 1999), Саян (Седельникова, 1985, 1993, 1996, 2001), Забайкалья (Титов, 1985б, 1990а; Будаева, 1989, 2000; Макрый, 1990; Урбанавичене, 1998; Урбанавичене, Урбанавичюс, 1998, 1999), Дальнего Востока (Ромс, 1967; Чабаненко, 1990; Бредкина, Добрыш, Макарова, Титов, 1991; Титов, 1991а; Titov, Tibell, 1993) и Камчатки (Микулин, 1990; Титов, Давыдов, Урбанавичене, 2002). Последнее время изучением калициоидных грибов и лишайников Камчатки активно занимается Д.Е. Гимельбрант (Гимельбрант, 2003; Кузнецова, Гимельбрант, Титов, 2004; Titov, Kuznetsova, Himelbrant, 2004). Специально калициоидным грибам Присаянья посвящена статья С.Э. Воронюк и Е.В. Макрый (2002), где 1 вид — *Chaenothecopsis vainioana* — приводится впервые для Сибири. Для Монголии отмечены 3 вида в публикации Голубковой (1981а), в сводке по Японии (Yoshimura, 1974) упоминаются также 3 вида микокалициевых грибов, 1 из которых — *Mycocalicium japonicum* Vainio — описан с территории Японии (Vainio, 1918). С 1994 по 1999 г. на территории Японии микокалициевые грибы собирает G. Thor, в результате обработки полученных материалов список микокалициевых Японии увеличился до 16 видов (Tibell, Thor, 2003). Несмотря на многочисленные экспедиции, организованные в XX веке на территории Китая (Wei, 1991), лишь один вид микокалициевых грибов упоминается для Сычуани (Zahlbruckner, 1930). Только после полевых работ трех российско-китайских экспедиций (1994, 1998, 1999 гг.) на территории Гирина, Синьцзяна, Сычуани и Юньнани микобиота Китая пополнилась 40 видами калициоидных грибов и лишайников, 8 из которых являются новыми для науки (Titov, 2000, 2001; Вэй, Титов, 2001).

Уникальная территория Гималаев до сих пор остается не исследованной в отношении микокалициевых грибов. В сводке G. Pant и D.D. Awasthi (1979) по Индии и Непалу упоминаются только 3 вида, один из которых — *Chaenothecopsis himalayensis* — был описан с этой территории (Räsänen, 1950).

В публикациях по республикам Средней Азии (Джураева, 1978; Бредкина, 1987; и др.) не приводится ни одного представителя сем. *Mycocaliciaceae*. 1 вид — *Stenocybe ahtii* Titov et Baibulat. [*Phaeocalicium ahtii* (Titov et Baibulat.) Titov] — описан из Киргизии Титовым (Titov, 1994).

Для территории Кавказа первые данные приводит Vainio (1899) по материалам, собранным Lojka на территории нынешнего Краснодарского края. Позднее Воронихин (1927) описывает новый род и вид — *Protocalicium jaczevskii* Woron. [*Chaenothecopsis jaczevskii* (Woron.) Titov] с территории Грузии. В сводке Ш.О. Бархалова (1976) по Кавказу упоминаются только 2 вида микокалициевых грибов. В работах Титова (Титов, 1983б; Titov, 1998) микобиота Кавказа была дополнена еще 25 видами, один из которых — *Chaenothecopsis trassii* Titov — описан как новый для науки. В сводке по Северо-Западному Кавказу С.Б. Криворотова (1997) также приводится 6 видов.

В последние годы появилось много обобщающих сводок по лишайникам, где имеются сведения и по микокалициевым грибам, в частности, для Польши (Nowak, Tobolewski, 1975; Bielczyk, 2003), Латвии (Питеранс, 1982), Скандинавии

(Santesson, 1984, 1993, 2004; Tibell, 1999), Великобритании (Purvis et al., 1992), Италии (Nimis, 1993), Венгрии (Verseghy, 1994), Германии (Wirth, 1995), Северной Америки (Esslinger, Egan, 1995), Русской Арктики (Андреев, Котлов, Макарова, 1996), Словакии (Pišút, Lackovičová, Lisická, 1996), Финляндии (Vitikainen et al., 1977; Kuusinen et al., 1995), Карелии (Фадеева, Голубкова, Витикайнен, Ахти, 1997), Ленинградской области (Заварзин, Катенина, Котлов, Соколова, 1999), Литвы (Motiejunaite, 1999), Чехии (Vežda, Liška, 1999), Эстонии (Randlane, Saag, 1999), Испании (Llimona, Hladun, 2001), Карпат (Bielchik, 2003; Kondratyuk et al., 2003; Bielchik et al., 2004), для охраняемых территорий России (Урбанавичене, Урбанавичюс, 2003) и др.

Первые относительно полные ключи для определения микокалицевых грибов даны еще в работах Vainio (1927) и Nádvorník (1942a). Позднее Schmidt (Poelt, 1969) и Tibell (Poelt, Vězda, 1981) опубликовали ключи для определения порошкоплодных лишайников Европы, Ромс (1975) — для СССР и Tibell (1999) — для Скандинавии.

Можно отметить также ключи для определения рода *Sphinctrina* (Löfgren, Tibell, 1979), рода *Phaeocalicium* (Титов, 1986; Tibell, 1996a; Титов, Давыдов, Урбанавичене, 2002), рода *Chaenothecopsis* (Титов, Tibell, 1993; Титов, 1998b, 2004), всемирные сводки по калициоидным грибам, обитающим на смоле деревьев (Tibell, Titov, 1995), и «сидячим» видам рода *Chaenothecopsis* (Tibell, Ryman, 1995), ключ для определения микокалицевых грибов Северной Америки (Selva, Tibell, 1999) и всего мира (Титов, 2004), а также ключ для определения видов рода *Chaenothecopsis* для Швейцарии (Groner, 2006).

Нельзя недооценить огромный вклад профессора Tibell в региональные исследования калициоидных грибов и лишайников. На протяжении более 30 лет он участвует в полевых исследованиях в самых различных регионах мира (Австралия, Южная Америка, Африка, Индия и др.), им собран огромный гербарный материал, хранящийся в Упсальском университете (UPS) и доступный для изучения. Tibell продолжает начатое Nádvorník издание эксикат по калициоидным грибам и лишайникам (*Caliciales exsiccatae*), к настоящему времени им издано более 300 номеров.

1.4. Внеголарктические исследования микокалицевых грибов

1.4.1. Неотропики

Первые упоминания о калициоидных грибах тропической Америки известны с середины XIX века (Nylander, 1862, 1863; Müller Argoviensis, 1891; и др.). Однако сведения о первом представителе микокалицевых грибов (*Mycocalicium subtile*) впервые приводятся для Бразилии Vainio (1990). В 1941–1942 гг. в Юж-

ной Америке (Парагвай) работает профессор R. Santesson, в своей работе по роду *Calicium* Южной Америки (Santesson, 1943) он описывает первый из Южной Америки вид — *Mycocalicium americanum* R. Sant. В результате полевых исследований Tibell в Коста-Рике (1980–1981 гг.) им был опубликован список, содержащий 5 видов микокалицевых грибов, 3 из которых — новые для науки. Незначительные дополнения были опубликованы также для микобиоты Аргентины (Osorio, 1980), Венесуэлы (Lopez-Figueiras, 1986), Французской Гвианы (Aptroot, 1991) и Колумбии (Sipman, 1992).

Сборы микокалицевых грибов в разное время делали Vainio (1890 — Бразилия), Malme (1893 — Парагвай), Fries (1901 — Аргентина), Imshaug (1958 — Доминиканская Республика), Kalb (1979 — Гватемала, Мексика; 1980 — Бразилия, 1987 — Эквадор, 1989 — Венесуэла), Santesson (1981 — Перу), Harris (1982 — Доминиканская Республика), Buck (1984 — Парагвай), Sipman (1984 — Колумбия). Большинство этих коллекций были обработаны Tibell (Tibell, 1996b), в результате чего в микобиоте неотропиков микокалицевые грибы представлены 15 видами, 4 из которых описаны как новые для науки (Tibell, Ryman, 1995; Tibell, 1996b; см. приложение).

1.4.2. Палеотропики

В палеотропиках микокалицевые грибы встречаются крайне редко. Множество работ, начиная с середины XIX века, посвящено лишайникам Африки (Nylander, 1857c, 1860, 1864; Massalongo, 1861; Krempelhuber, 1869; Crombie, 1876; Stirton, 1876; Müller Argoviensis, 1882, 1894; и др.). В этих работах описано несколько видов порошкоплодных лишайников, однако лишь один представитель сем. *Mycocaliciaceae* — *Chaenothecopsis pusilla* (Ach.) A.F.W. Schmidt — приводится для всей Африки к концу XIX века в обобщающей сводке E. Stizenberger (1890–1891). Позднее новые виды, не принимаемые, однако, в настоящее время, с территории Африки были описаны Zahlbruckner (1926b), Vainio (1926) и M. Cengio Sambo (1939 — представитель сем. *Mycocaliciaceae* *Chaenothecopsis africana*). В сводках XX века по Алжиру и Тунису (Faurel et al., 1951), Южной Африке (Doidge, 1950) и Юго-Восточной Африке (Swinscow, Krog, 1988) нет ни одного представителя микокалицевых грибов. Вместе с тем, в разное время эти грибы все же встречались в сборах Gesteranus (1949 — Кения), Degelius (1952 — Марокко), Santesson (1971 — Танзания), Thulin (1982 — Кения, Сомали) Swinscow, Krog (1970–1980 — Бурунди, Заир, Руанда, Уганда), Tibell (1996 — ЮАР). Большинство этих коллекций обработано Tibell (1981b, 2000). В настоящее время список микокалицевых грибов Африки насчитывает всего 10 видов, из которых только один — *Mycocalicium rapax* Tibell — не обнаружен за пределами Африки.

Известны лишь единичные случаи описания калициоидных грибов с территории тропиков Индии и Юго-Восточной Азии (Nylander, 1857a, 1867b; Stirton, 1881; Räsänen, 1950; Tewari, Pant, 1966). Специально калициоидным грибам и

лишайникам Индии и Непала посвящена работа Pant и Awasthi (1989), однако для тропической Индии в ней не отмечено ни одного вида микокалициевых грибов. Тем не менее, один вид — *Mycocalicium chaudharii* Tewari et Pant, — вероятно, является эндемиком индийских палеотропиков (Tibell, Titov, 1995). Всего для палеотропиков известно 14 видов микокалициевых грибов (см. приложение).

1.4.3. Австралия

Первый представитель калициоидных грибов из Австралии был описан в начале XIX века (Lauer, 1827), однако детальное исследование калициоидных грибов и лишайников впервые было предпринято F.R.M. Wilson (1889, 1891). Им описано большое количество видов с территории Виктории и Тасмании, в том числе и микокалициевые грибы — *Calicium pusiolum* var. *niveum* F. Wilson [*Chaenothecopsis nivea* (F. Wilson) Tibell], *Calicium fulvofuscum* F. Wilson ex Bailey [*Mycocalicium fulvofuscum* (F. Wilson ex Bailey) Tibell] и *Calicium victoriae* C. Knight ex F. Wilson [*Mycocalicium victoriae* (C. Knight ex F. Wilson) Nádav.].

Позднее отдельные ссылки о нахождении микокалициевых публикуют Nylander (1861, 1868), J. Müller Argoviensis (1887, 1891) и Räsänen (1949). Räsänen описывает 2 вида *Mycocalicium* из Австралии (Новый Южный Уэльс) — *M. australicum* Räs. и *M. oceanicum* Räs.

Наиболее существенный этап в изучении микокалициевых грибов связан с работами Tibell (1982a, 1984a, 1985, 1987b). В 1980–1983 гг. Tibell проводил сборы в Австралии и Новой Зеландии, в результате обработки которых им было описано 8 новых для науки видов.

Сборы микокалициевых грибов в разное время делали Wilson (1888–1890 — Квинсленд, Виктория, Тасмания), Elix (1981 — Новый Южный Уэльс), Streimann (1983 — Новый Южный Уэльс), Tibell (1980–1983 — Новый Южный Уэльс, Квинсленд, Тасмания, Виктория). Большинство этих коллекций были обработаны Tibell (1987b). В настоящее время для биоты Австралии известно 16 видов микокалициевых грибов (см. приложение).

1.4.4. Голантарктика

До последнего времени в литературе имелись лишь единичные упоминания о находках калициоидных грибов и лишайников на территории умеренной Южной Америки (Nylander, 1888b; Müller Argoviensis, 1888, 1889; Spegazzini, 1988; Räsänen, 1932; Tibell, 1996b; и др.) Информация о микокалициевых грибах полностью отсутствовала, однако сборы микокалициевых грибов все же делали Roivanen (1928), Henssen (1973), Kalb (1981), Nimis (1987), Poelt (1989), Tibell (1989), Wedin (1989). Большинство этих коллекций было обработано Tibell (1998c), в результате чего для микобиоты Голантарктической Америки им приводится 19 видов микокалициевых грибов.

Первая систематическая обработка калициоидных грибов и лишайников Новой Зеландии предпринята относительно недавно (Murray, 1960), где автор описал несколько новых видов, в настоящее время считающихся таксономическими синонимами. В 1981–1983 гг. в Новой Зеландии собрал материал Tibell, в результате обработки которого, а также гербария других коллекторов — Hood (1980), Bartlett (1982), Murray (1954) — Tibell описывает 7 новых для науки видов (Tibell, 1987b). Всего для Новой Зеландии известно 20 видов микокалициевых грибов, для Голантарктического флористического царства в целом — 27 видов (см. приложение).

Для территории Антарктиды не известно ни одного представителя пор. *Mycocaliciales* (Dodge, Redon, 1985).

Таким образом, в истории изучения микокалициевых грибов четко выделяют-ся 3 периода:

1 — 1794–1890 гг. — описательный период, то есть период накопления информации и описания большинства видов калициоидных грибов и лишайников.

2 — 1890–1984 гг. — период «классической систематики», разработок принципов классификации на основании анатомо-морфологических и биологических признаков, первые попытки создания естественной системы микокалициевых грибов.

3 — 1984 г. — по настоящее время — качественный прорыв в морфологической систематике благодаря применению современных методов исследования, переход от «феносистематики» к геносистематике.

Всего за более чем 200-летнюю историю изучения микокалициевых грибов было описано более 200 таксонов, которые можно включить в семейство *Mycocaliciaceae*. Большинство из них в настоящее время считаются таксономическими синонимами, 109 признаваемых видов — также, очевидно, далеко не окончательная цифра. На основании имеющихся данных можно предположить, что для всего мира степень изученности биоты микокалициевых грибов составляет 60–70%, для Голарктики — 70–80%. Эти цифры достаточно приблизительны и соответствуют современному уровню критериев в систематике. Стремительное внедрение геносистематики может в ближайшее время определить появление новых принципов в классификации, в том числе и микокалициевых грибов.

Глава 2

АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОРЯДКА MYCOCALICIALES

2.1. Апотеции

Микокалициевые грибы не имеют поверхностного слоевища, их плодовые тела — апотеции — формируются на эндогенном мицелии, иногда (*Chaenothecopsis tristis*, *Mycocalicium sequoiae*) — на псевдостроме. Согласно классификации J.A. Nannfeldt (1932), порядок *Mycocaliciales* — аскогимениальные лишайники. Их плодовые тела развиваются по гемиянгиокарпному типу. Этот тип характеризуется начальной стадией развития аскокарпа, при котором первоначально происходит закладка генеративной ткани — примордия. В центре примордия дифференцируется карпоцентр; впоследствии, в результате дифференциации генеративной ткани, в верхней части карпоцентра возникает полость. Внутри полости развивается аскогониальный аппарат — несколько спирально скрученных аскогонов, из которых вырастает тонкая и прямая гифа — трихогина, через которую происходит проникновение специализированных мужских клеток — спермациев. После оплодотворения аскогонов формируются аскогенные гифы. Формирование плодового тела начинается после оплодотворения аскогонов. Далее, в результате стадии крючка и плазмогамии формируются сумки, в которых после мейоза и последующего митоза формируются по 8 спор. Из базальных клеток аскогониального аппарата формируются настоящие парафизы, стенки полости превращаются в эксципул, у большинства видов переходящий снизу в ножку плодового тела — подеций.

В систематике микокалициевых грибов имеют значение такие характеристики плодовых тел, как форма, размеры, анатомия и морфология.

Апотеции микокалициевых грибов имеют вид диска приблизительно такой же ширины, как высота, за исключением ножки (рис. 7). Все виды *Mycocalicium*, *Phaeocalicium* и *Stenocybe* и почти все виды *Chaenothecopsis* имеют апотеции на ножке, лишь у представителей сем. *Sphinctrinaceae* и некоторых паразитических видов *Chaenothecopsis* апотеции сидячие или на очень короткой ножке (*C. brevipes*, *C. hospitans*, *C. kalbii*, *C. pilosa*, *C. retinens*, *C. subparoica*). Для отличия от нож-

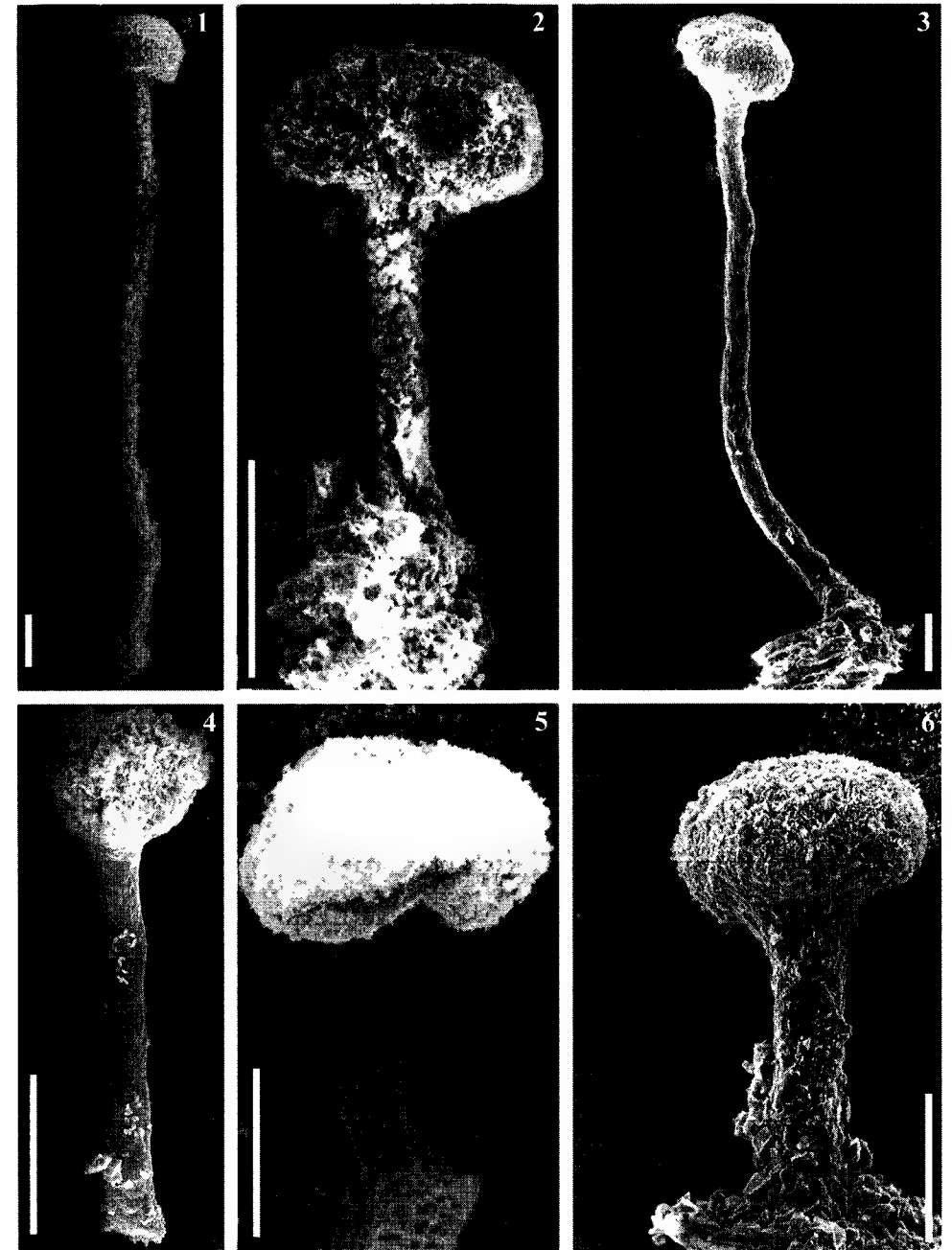


Рис. 7. Типы плодовых тел микокалициевых грибов.

1 — *Chaenothecopsis asperopoda*, 2 — *C. koerberi*, 3 — *C. nigra*, 4 — *C. hyrcana*, 5 — *C. ussuriensis*, 6 — *C. trassii*. Масштаб: 1 мм.

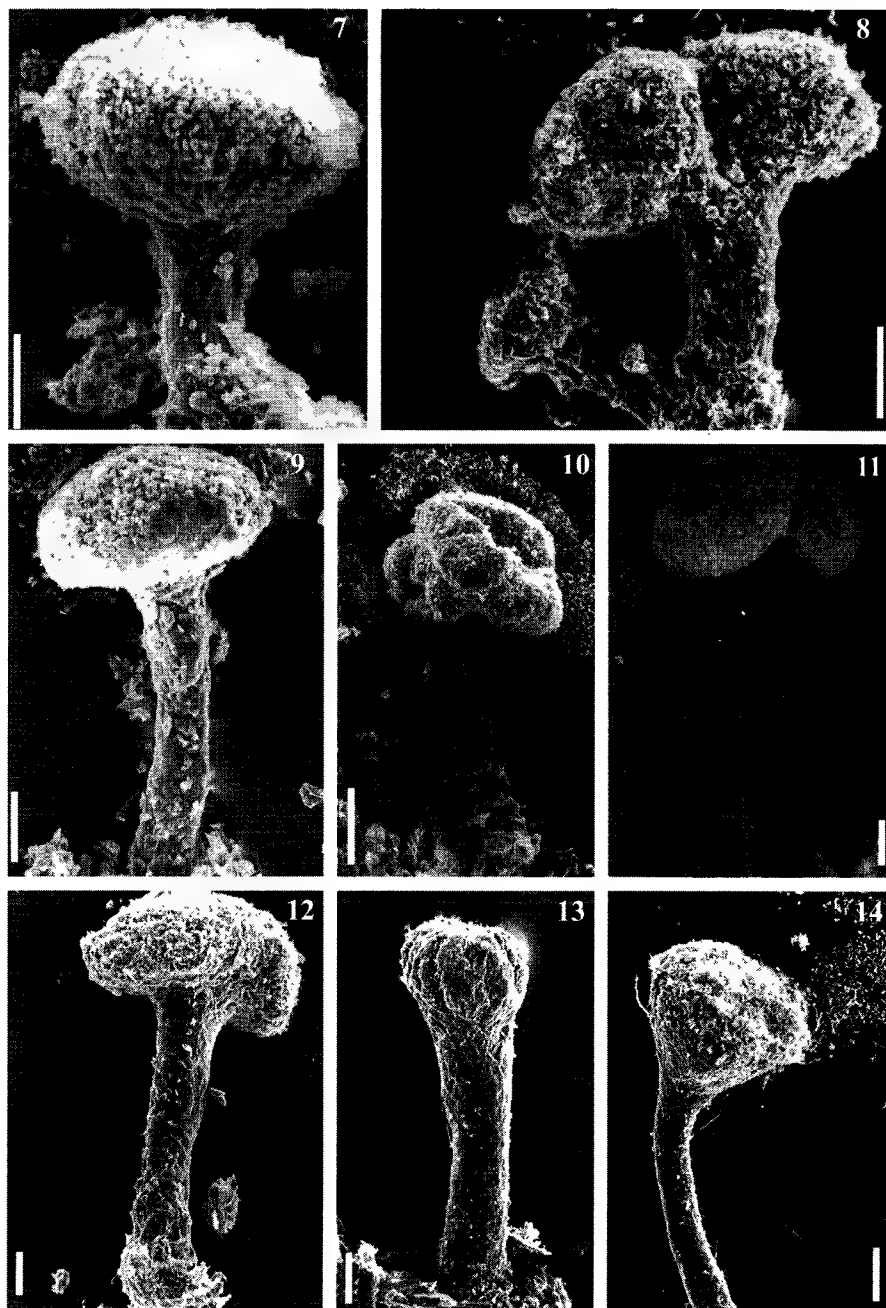


Рис. 7 (продолжение).

7 — *Chaenothecopsis nana*, 8 — *C. tristis*, 9 — *C. savonica*, 10 — *C. amurensis*, 11 — *C. golubkova*, 12 — *Mycocalicium subtile*, 13 — *M. ravenellii*, 14 — *M. fuscipes*. Масштаб: 1 мм.

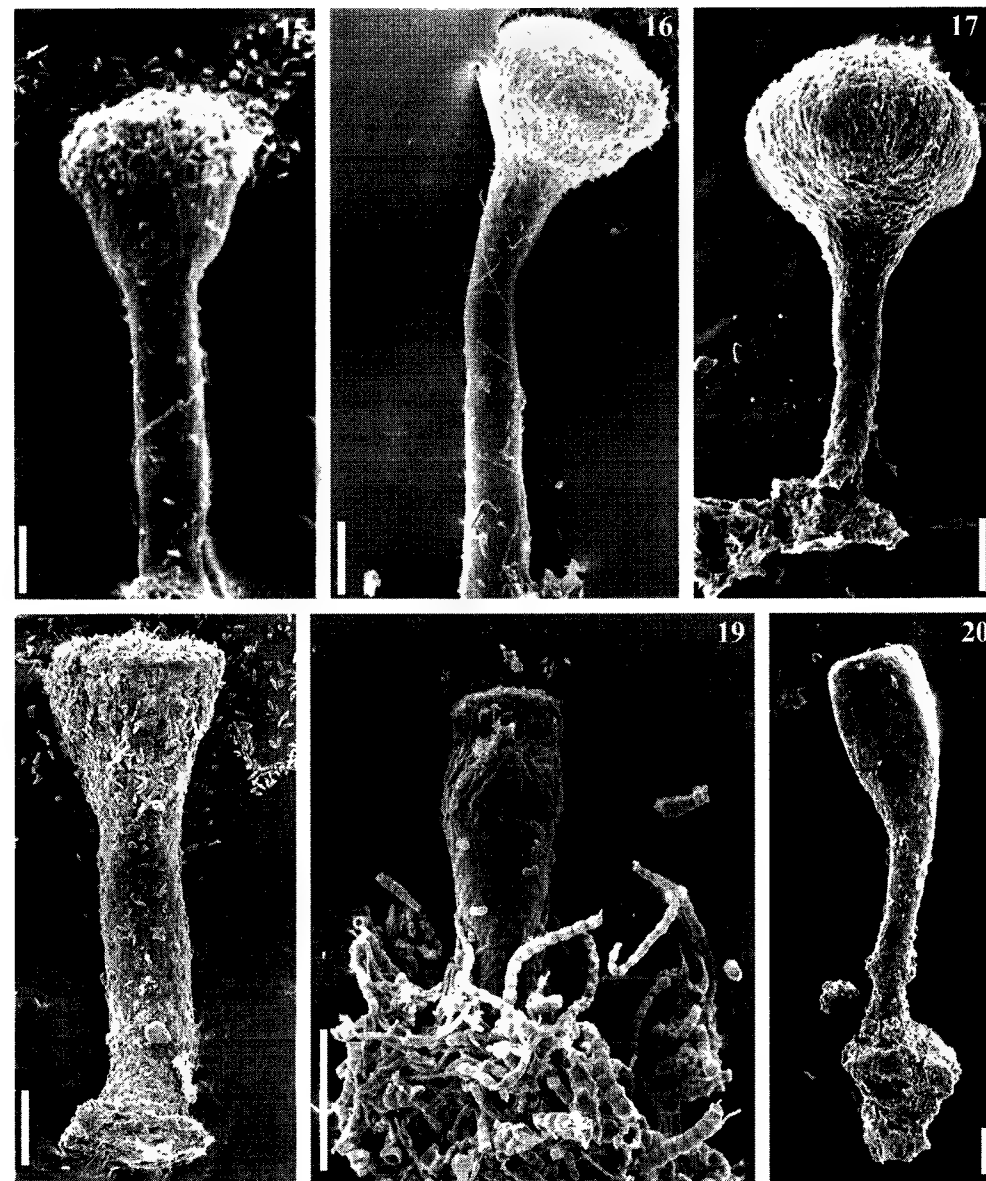


Рис. 7 (окончание).

15 — *Phaeocalicium curtisii*, 16 — *P. populneum*, 17 — *P. cercocarpicola*, 18 — *P. ahtii*, 19 — *Protocalicium jachevskii*, 20 — *Stenocybe septata*. Масштаб: 1 мм.

ки, диск апотециев микокалициевых грибов называют головкой. Форма головки апотециев, как правило, меняется в процессе их созревания, однако она является важным систематическим признаком. Наиболее часто форма головки субсферическая или полусферическая (виды *Chaenothecopsis*). У многих видов *Mycocalicium* и *Chaenothecopsis* форма головки меняется от линзовидной до бесформенной. У видов *Phaeocalicium* и *Stenocybe* головки всегда обратноконические или меняются от сферических до обратноконических. Иногда головки апотециев цилиндрические (*Phaeocalicium polyporaеum*). У некоторых видов *Phaeocalicium* головки сжаты до толщины ножки (*P. compressulum*, *P. flabelliforme* и др.). Некоторые виды *Stenocybe* (*S. septata*, *S. bryophyla*) и *Phaeocalicium interruptum* имеют сильно утолщенный край эксципула (рис. 7, 20).

У некоторых видов на поверхности головки присутствует хорошо развитый мазедий (*Chaenothecopsis ochroleuca*, *C. ussuriensis*, *Mycocalicium fuscipes*).

Цвет апотециев микокалициевых грибов почти всегда черный. Ножки нередко у основания светлые (*Chaenothecopsis*), коричневые или оливковые (*Phaeocalicium*). Головки апотециев иногда имеют беловатый (*Mycocalicium subtile*) или сизый оттенок (*Chaenothecopsis fennica*). В тех случаях, когда апотеции содержат различные пигменты (раздел 2.2.7), они заметны и на поверхности. Это обычно проявляется в виде красноватого оттенка снизу головки и в верхней части ножки (*Chaenothecopsis consociata*, *C. epithallina*, *C. haematopus*, *C. heterospora*, *C. ochroleuca*, *C. rubescens*, *C. vinosa*, *C. viridialba*, *C. himalayensis*, *C. rubina* и др.). Иногда оттенок может быть зеленым (*C. edbergii*, *C. eugenia*) или коричневым (*C. weiana*).

На поверхности апотециев нередко присутствует налет, как правило, белого цвета (*Chaenothecopsis golubkovae*, *C. irregularis*, *C. ochroleuca*, *C. viridialba* и др.). Химическая природа налета микокалициевых грибов почти не исследована. Известно, однако, что желтовато-зеленоватый налет *Mycocalicium ravenellii* образован вульпиновой и пинастровой кислотами (Tibell, 1987b). Содержащиеся в ножке вышеперечисленных видов кристаллические пигменты нередко находятся на поверхности в виде красновато-коричневого налета. Цвет и месторасположение налета имеют существенное таксономическое значение, хотя в процессе онтогенеза плодовых тел эти параметры могут меняться.

Ножки апотециев также сильно варьируют как по толщине, так и по форме. Они могут быть прямыми и изогнутыми, иногда разветвленными (рис. 7, 8). В таком случае на одной ножке образуется несколько головок. Важным таксономическим признаком является характер поверхности ножки (рис. 7), поскольку он формируется в процессе онтогенеза и определен анатомическим строением ножки.

Размеры апотециев микокалициевых грибов крайне варьируют в пределах одного и того же вида, однако, если анализировать достаточно представительный материал, можно увидеть, что в среднем пропорции между высотой апотеция и толщиной ножки остаются относительно стабильными.

Высота плодовых тел микокалициевых грибов колеблется в среднем от 0.2 мм («сидячие» виды *Chaenothecopsis* и некоторые виды *Phaeocalicium*) до 5 (иногда 10) мм (*C. caespitosa*, *C. sitchensis*). Диаметр диска — от 0.1 мм до 0.5 мм, толщина ножки — от 0.01 мм до 1 мм.

Начиная с работ Nádvořík (1942a, 1942b, 1942c и др.), принципиальное значение в таксономии микокалициевых грибов придается анатомии плодовых тел, в первую очередь структуре эксципула и строению ножки (рис. 8, 9). Значение имеет также характер эпитеция и гипотеция.

Эпитеций микокалициевых грибов, как правило, слабо развит, 1–5 мм толщиной, состоит из желатинизированных клеток, чаще всего красноватого или коричневого оттенка.

Гипотеций у микокалициевых грибов развивается или как продолжение внутренних слоев ножки и в этом случае имеет такое же строение, или имеет собственную структуру. Гипотеций, как правило, сформирован из светлых (редко окрашенных) желатинизированных, анастомозирующих гиф, образующих прозо- или параплектенхимную ткань. В гипотеции микокалициевых грибов нередко присутствуют жировые включения, аморфные или кристаллические пигменты. Их наличие, а также их цветные реакции с различными реактивами, являются существенными диагностическими признаками (раздел 2.2.7).

Наиболее существенным для систематики микокалициевых грибов анатомическим признаком является структура эксципула, часто являющаяся стабильным видоспецифичным признаком (рис. 8). Толщина эксципула колеблется от 2–3 до 50 мкм, иногда эксципул почти полностью редуцирован (некоторые виды *Chaenothecopsis*: *C. savonica*, *C. resinicola* и др.). Ткани эксципула имеют коричневую окраску с красноватым или зеленоватым оттенком. По строению эксципула все виды можно разделить на 2 группы: виды с однослойным эксципулом (рис. 8, 8) и виды с 2-слойным эксципулом (рис. 8, 4). Каждый слой эксципула в свою очередь может состоять из прозо- (рис. 8, 7) или параплектенхимной ткани (рис. 8, 6), образованной клетками различного размера (для изодиаметрических клеток — 2–5 мкм в диаметре, для удлинённых — 1 × 3 мкм в среднем). Направление клеток прозо- или параплектенхимной ткани может быть периклиальным (рис. 8, 9) или антиклиальным (рис. 8, 8) по отношению к поверхности эксципула. Строение, размеры, окраска, реакции тканей эксципула с реактивами являются наиболее стабильными видовыми признаками и, таким образом, имеют принципиальное значение в систематике микокалициевых грибов (глава 1, табл. 4). Например, только благодаря исследованию структуры эксципула удалось найти четкие морфологические различия у близких, но занимающих различные экологические ниши видов *Phaeocalicium* — *P. compressulum* (обитает на *Alnus* spp.) и *P. betulinum* (обитает на *Betula* spp.). У первого вида эксципул однослойный, состоящий из периклиально направленных гиф, у второго — 2-слойный, состоящий из внутреннего слоя изодиаметрических клеток и наружного слоя, сформированного прозо- или параплектенхимной тканью.



Рис. 8. Строение эксципула микокалицевых грибов.

1 — *Chaenothecopsis irregularis*, 2, 3 — *C. golubkova*, 4 — *C. ussuriensis*, 5 — *C. amurensis*, 6 — *Mycocalicium sequoiae*, 7 — *Phaeocalicium cercocarpicola*, 8 — *P. ahtii*, 9 — *Stenocybe major*. Масштаб: 10 мкм.

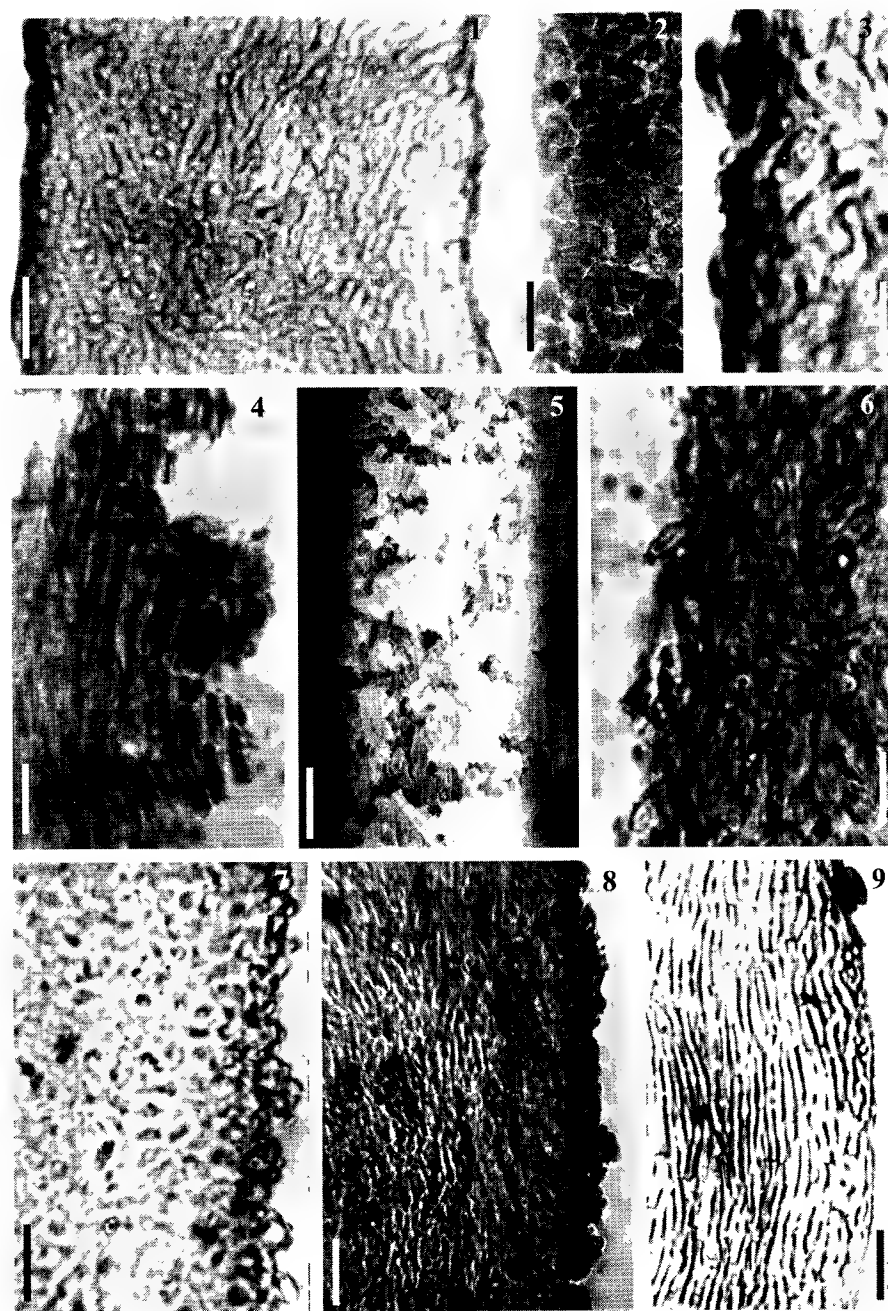


Рис. 9. Строение ножки апотециев микокалицевых грибов.

1 3 — *Chaenothecopsis golubkova*, 4, 5 — *C. asperopoda*, 6 — *C. koerberi*, 7 — *C. weiana*, 8 — *Mycocalicium ravenellii*, 9 — *Phaeocalicium populneum*. Масштаб: 10 мкм.

Ножка апотециев микокалициевых грибов сформирована светло- или темно-коричневыми склеротизированными или желатинизированными гифами (рис. 9). Кроме коричневого, ткани ножки, как и ткани эксципула, могут быть зеленоватого и красноватого оттенков.

У большинства видов ножка состоит из двух слоев — наружного и внутреннего. Внутренний слой образован или строго периклинально ориентированными гифами (виды *Phaeocalicium*, *Stenocybe* и некоторые виды *Chaenothecopsis*), или в различной степени переплетенными и анастомозирующими, но в основном периклинально ориентированными гифами (некоторые виды *Chaenothecopsis*). Гифы внутреннего слоя, как правило, более светлые, иногда желатинизированные, организованы более рыхло, чем гифы наружного слоя.

Наружный слой ножки апотециев микокалициевых грибов состоит, как правило, из более темных тканей. Он может быть сформирован из изодиаметрических (например, *Chaenothecopsis golubkovaе*) или удлинённых клеток, периклинально или наклонно ориентированных по отношению к оси ножки. Чаще всего ножка состоит из периклинально ориентированных гиф, более темных в наружных слоях, и более светлых и более рыхло организованных — во внутренних слоях (все виды *Phaeocalicium*, *Stenocybe*, часть видов *Mycocalicium* и *Chaenothecopsis*).

У некоторых видов микокалициевых грибов структура ножки однообразная. Она может быть в виде строго периклинально ориентированных гиф (*Mycocalicium albonigrum*, *M. subtile*, некоторые виды *Chaenothecopsis* — *C. nigropedata*, *C. savonica* и др.) или в виде беспорядочно переплетенных гиф (*Chaenothecopsis ochroleuca*, *C. resinicola*).

У некоторых видов ножка окружена слоем желатинизированных клеток (*Mycocalicium chaudharii*, *Phaeocalicium populneum* и др.).

Большое таксономическое значение имеет также толщина гиф и диаметр клеток различных тканей апотециев микокалициевых грибов.

В основном основываясь на анатомии плодовых тел, Schmidt (1970b) разделил все микокалициевые грибы на 4 рода. Однако наши исследования показывают, что предложенные Schmidt (1970b) типы анатомического строения встречаются у представителей всех родов микокалициевых грибов. Таким образом, эти данные говорят в пользу необходимости пересмотра систематики порядка *Mycocaliciales* (глава 1).

2.2. Сумки

Сумки микокалициевых грибов, как у большинства аскомицетов, развиваются через стадию крючка из аскогенных гиф после оплодотворения аскогона. При этом, в результате изгиба аскогенной гифы в «крючок», ядра базального дикариона оказываются на вершине аскогенной гифы. После их слияния и образования диплоидного ядра происходит редукционное деление, митоз, и из вновь возник-

ших восьми гаплоидных ядер формируются 8 аскоспор. Интересно отметить, что иногда у микокалициевых грибов наблюдается характерный для некоторых примитивных аскомицетов способ образования сумок без стадии крючка, при котором ядра дикарионов сливаются по всей длине аскогенной гифы и формируются цепочки сумок. Данное явление мы наблюдали у *Chaenothecopsis transcaucasica*. Впервые образование сумок в цепочках среди калициоидных грибов и лишайников было отмечено Nádvořník (1941b). Подобный способ формирования сумок характерен, в частности, для эвровиевых грибов, с которыми, по молекулярно-генетическим данным (глава 1), микокалициевые грибы имеют некоторое филогенетическое родство.

Сумки грибов порядка *Mycocaliciales* унитарные, с утолщенным апексом, состоят из двух плотно сросшихся оболочек (рис. 10). На электронном уровне апикальный аппарат микокалициевых грибов не изучен, однако его морфология на световом уровне весьма различна и является одним из наиболее стабильных видовых признаков. Принципиальное значение имеют форма и толщина апекса, отсутствие или наличие канала в апикальном утолщении, а также размеры и форма этого канала.

Необходимо отметить, что среди микокалициевых грибов есть представители и с прототуникатными сумками (*Mycocalicium chaudharii*) без апикального аппарата, при разрушении которых наблюдается образование мазедия, как у всех калициоидных грибов и лишайников с пассивным распространением спор. С другой стороны, у многих видов микокалициевых, даже при наличии апикального аппарата, сумки разрушаются, когда споры еще незрелые и не достигшие необходимых размеров (*Chaenothecopsis resinicola* и др.). Это свидетельствует о возможности неоднократного возникновения пассивного распространения спор у грибов в процессе эволюции.

По форме сумки микокалициевых грибов цилиндрические. Редко (рис. 10, 11) встречаются булавовидные сумки (*Mycocalicium sequoiae*, *Phaeocalicium curtisii*). У некоторых видов булавовидную форму имеют сумки в полужрелом состоянии (*Chaenothecopsis amurensis*, *C. ussuriensis* и др.).

Размеры сумок микокалициевых очень различны. Они колеблются от 25 мкм (многие виды *Chaenothecopsis*) до 300 мкм (*Stenocybe clavata*, *S. septata*).

Впервые характер онтогенеза сумок был использован при классификации аскомицетов в работе Nannfeldt (1932). E.S. Luttrell (1951) считает, что структура сумок является одним из наиболее стабильных признаков. J. Hafellner (1984) разрабатывает классификацию типов сумок лишайнизированных аскомицетов и приходит к выводу, что тип сумок является одним из главных таксономических критериев при разграничении семейств. Однако дальнейшие исследования (Rambold et al., 1994; Lutzoni, Brodo, 1995; Lumbsch, 1997; Lumbsch et al., 2001) показали, что различные типы сумок могут встречаться в филогенетически близких таксонах и, наоборот, одинаковый тип сумок наблюдается у совершенно разных групп аскомицетов. Так, молекулярно-генетические данные (Wedin, Tibell, 1997;

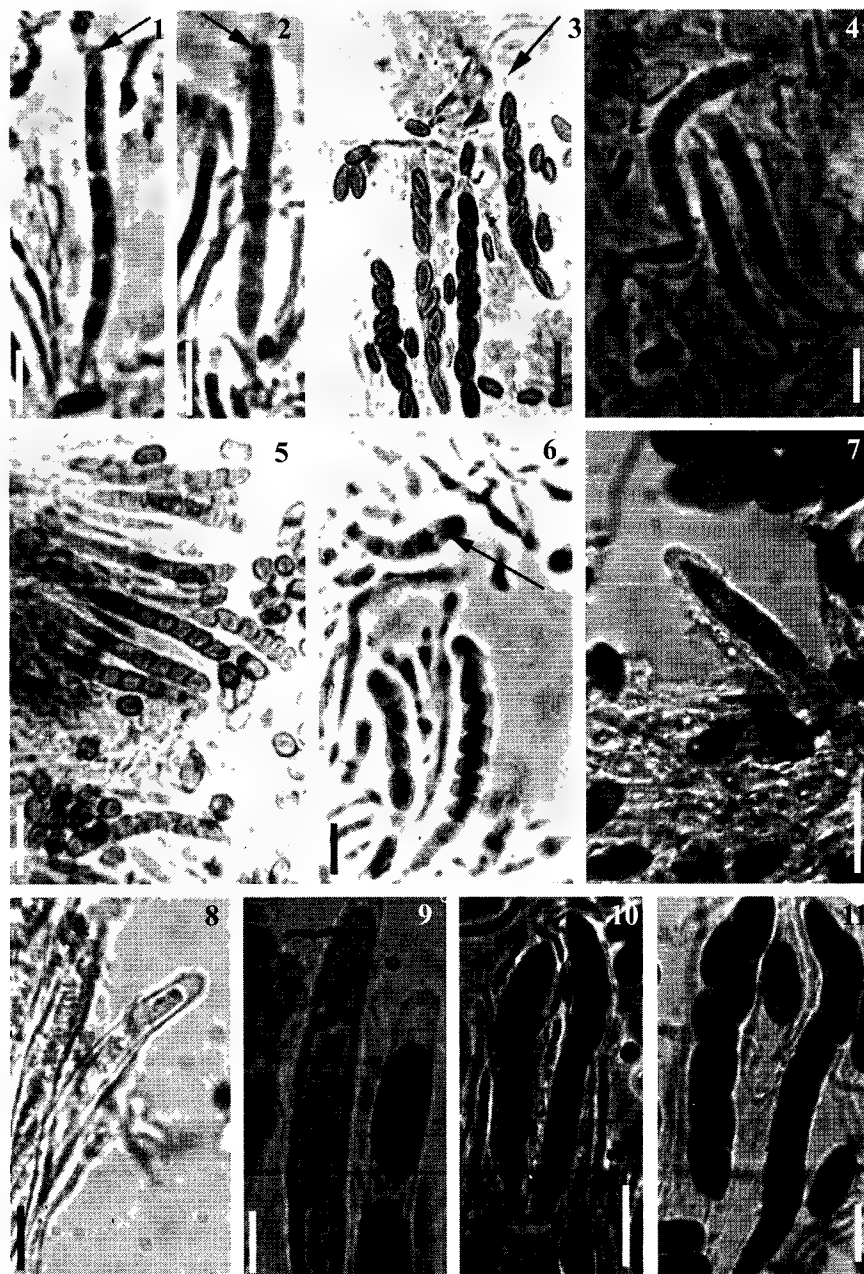


Рис. 10. Типы сумок микокалицевых грибов.

1 — *Chaenothecopsis golubkovae*, 2 — *C. asperopoda*, 3 — *C. ussuriensis*, 4 — *C. koerberi*, 5 — *Mycocalicium chaudharii*, 6 — *M. sequoiae*, 7 — *M. fuscipes*, 8 — *Phaeocalicium tibeticum*, 9 — *P. cercocarpicola*, 10, 11 — *P. curtisii*. Масштаб: 10 мкм.

Wedin et. al., 2000a, 2000b) свидетельствуют в пользу того, что прототуникатные сумки, характерные для лишенизированных представителей калициоидных грибов и лишайников, могли возникать конвергентно в различных группах аскомицетов.

Размеры сумок и структура апекса, предложенные Schmidt (1970a, 1970b) как критерии для разграничения родов, также не выдерживают критики, поскольку эти признаки являются скорее видовыми, чем родовыми (глава 1, табл. 2).

2.3. Споры

Споры микокалицевых грибов по форме узко- или широкоэллипсоидные, с закругленными или удлинными концами, иногда веретеновидные (рис. 11). По цвету споры могут быть от бесцветных (*Chaenothecopsis nigra*, *Phaeocalicium polyporaеum*) до темно-коричневых (*Mycocalicium fuscipes*).

По размерам споры микокалицевых грибов также очень различны. Размеры спор колеблются от 5–10 мкм (большинство видов микокалицевых грибов) до 50 мкм (виды *Stenocybe*).

По структуре споры могут быть от одноклеточных до 2–7-клеточных. Одноклеточные споры характерны для видов родов *Chaenothecopsis*, *Mycocalicium* и *Sphinctrina*, 2-клеточные споры — для видов *Chaenothecopsis*, *Phaeocalicium* и *Pyrgidium*, 4-клеточные споры — для видов *Phaeocalicium* и *Stenocybe*. В некоторых случаях в спорах образуется большее чем обычно количество перегородок (*Phaeocalicium interruptum*, *P. ornicolum*, виды *Stenocybe*), что приводит к образованию многоклеточных спор. Таким образом, количество клеток в спорах микокалицевых грибов не может быть критерием рода, как предлагает Schmidt (1970b). Перегородки в спорах образуются только поперечные, при этом перегородки (как и оболочка) могут быть пигментированы в различной степени. Степень контрастности перегородок и оболочек спор микокалицевых грибов является важным признаком при идентификации таксонов на видовом уровне, поскольку отражает особенности онтогенеза спор.

Количество спор в сумках микокалицевых грибов всегда равно 8, расположены споры в сумках в 1, иногда в 2 ряда, ориентированы периклинально или слегка наклонно, редко почти антиклинально (*Chaenothecopsis pilosa*, *C. ussuriensis* и некоторые другие).

Особенностью всех калициоидных грибов и лишайников с пассивным распространением спор является наличие орнаментированной оболочки. Впервые на микроструктуру поверхности оболочки спор калициоидных грибов и лишайников обратил внимание Vainio (1927). Первую классификацию типов орнамента спор дает Nádvořník (1942a), позднее ее развивает Schmidt (1970b). Эти исследования, однако, проводились на световом уровне. Только использование электронного микроскопа позволило изучить процессы спорогенеза и образования микроструктуры поверхности спор (Tibell, 1969, 1975, 1978b, 1980, 1981c, 1984b, 1987b и

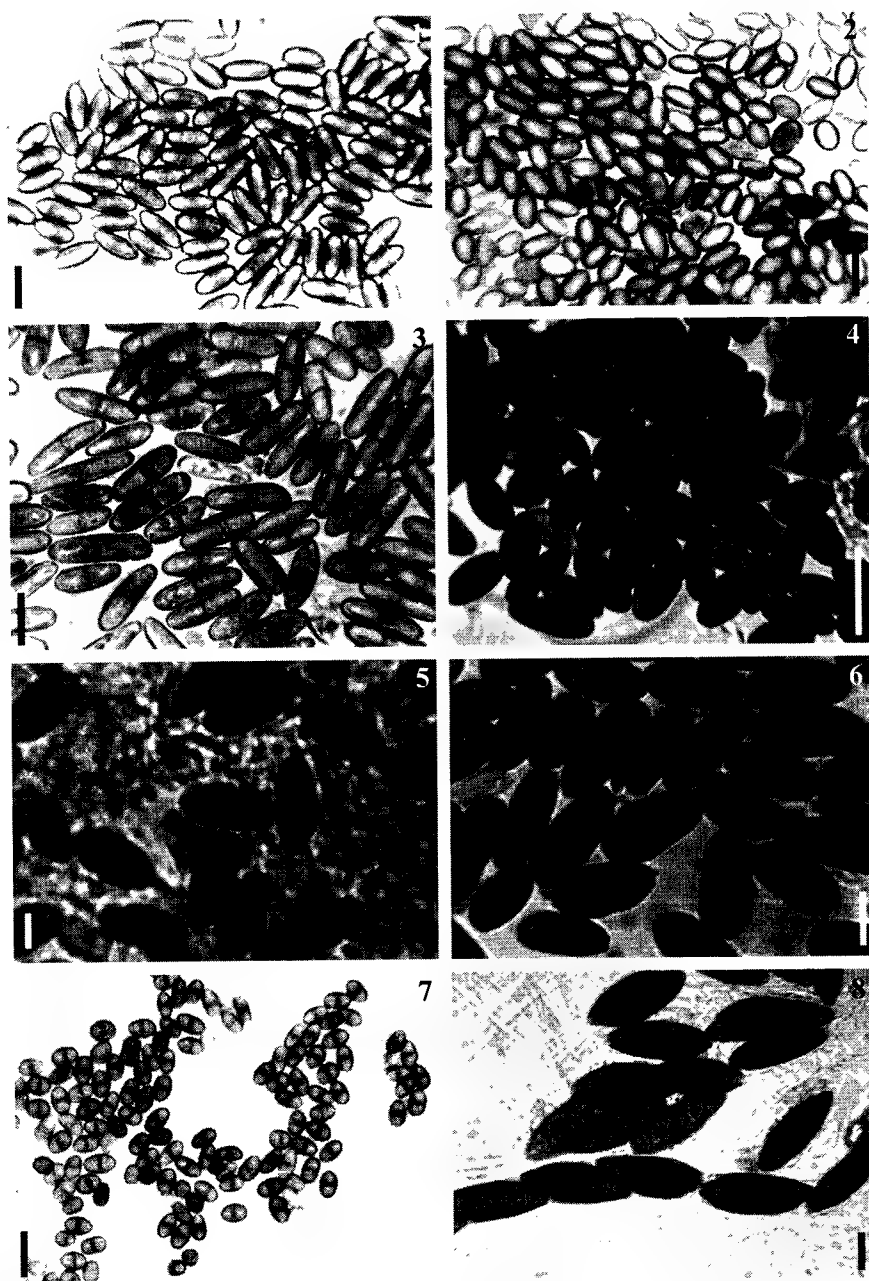


Рис. 11. Типы спор микокалицевых грибов.

1 — *Chaenothecopsis irregularis*, 2 — *C. ussuriensis*, 3 — *C. golubkovae*, 4 — *Mycocalicium fuscipes*, 5 — *Phaeocalicium cercocarpicola*, 6 — *P. curtisii*, 7 — *Pyrgidium montellicum*, 8 — *Stenocybe septata*. Масштаб: 10 мкм.

др.). Исследование Tibell показало, что орнамент оболочки спор калициоидных грибов и лишайников может быть различным по происхождению. Микроструктура оболочки может быть сформирована в результате прилипания к оболочке эпиплазматического материала в процессе онтогенеза спор в сумках или прилипания элементов мазедия в процессе развития спор после освобождения из сумок; редко орнамент образован парафизами, окружающими споры в мазедии (*Texosporium*). Однако наиболее часто орнамент спор калициоидных грибов и лишайников формируется в результате либо разрыва наружной мембраны в процессе онтогенеза спор и различных модификаций периспория (большинство калициоидных лишайников), либо дифференциации наружной мембраны, что закрепляется в процессе онтогенеза в виде орнаментированной поверхности споры (данный путь характерен и для изученных видов микокалицевых грибов).

2.4. Микроструктура поверхности оболочки спор

Исследование микроструктуры поверхности оболочки спор на сканирующем электронном микроскопе у 75 видов микокалицевых грибов (Титов, 1991в и др.) показало, что орнамент спор является одним из наиболее стабильных признаков на видовом уровне (рис. 12).

Для многих полиморфных видов орнамент спор является практически единственным стабильным параметром, исследование которого позволяет провести точную идентификацию вида.

Микокалицевые грибы можно разделить на 4 группы по характеру поверхности оболочки спор:

1. Оболочка спор гладкая (под световым микроскопом $\times 100$ оболочка выглядит гладкой, под СЭМ, как правило, наблюдается неопределенный, слабо развитый орнамент):

Chaenothecopsis amurensis, *C. asperopoda*, *C. transbaikalica*, *C. consociata*, *C. fuscipes*, *C. golubkovae*, *C. hospitans*, *C. lecanactidis*, *C. irregularis*, *C. retinens*, *C. sagenidii*, *C. subparaica*, *C. trassii*, *C. tristis*, *Phaeocalicium betulinum*, *P. boreale*, *P. compressulum*, *P. curtisii*, *P. interruptum*, *P. matthewsianum*, *P. mildeanum*, *P. minutissimum*, *P. pinaceum*, *P. polyporaenum*, *P. populneum*, *P. ornicolum*, *P. praecedens*, *Stenocybe clavata*, *S. flexuosa*, *S. fragmenta*, *S. major*, *S. montana*, *S. pullatula*.

2. Оболочка спор орнаментирована (под световым микроскопом $\times 100$ отчетливо видно наличие орнамента, точный характер которого можно изучить только под СЭМ).

А. Оболочка спор с микроструктурой в виде равномерно расположенных ареол: *Chaenothecopsis brevipes*, *C. cinerea*, *C. dolichocephala*, *C. edbergii*, *C. fennica*, *C. himalayensis*, *C. nana*, *C. nigripunctata*, *C. ochroleuca*, *C. resinicola*, *C. rubescens*, *C. tsugae*, *C. vinosa*, *Mycocalicium anomalum*, *M. americanum*, *Phaeocalicium fuegensis*, *Protocalicium jaczevskii*.

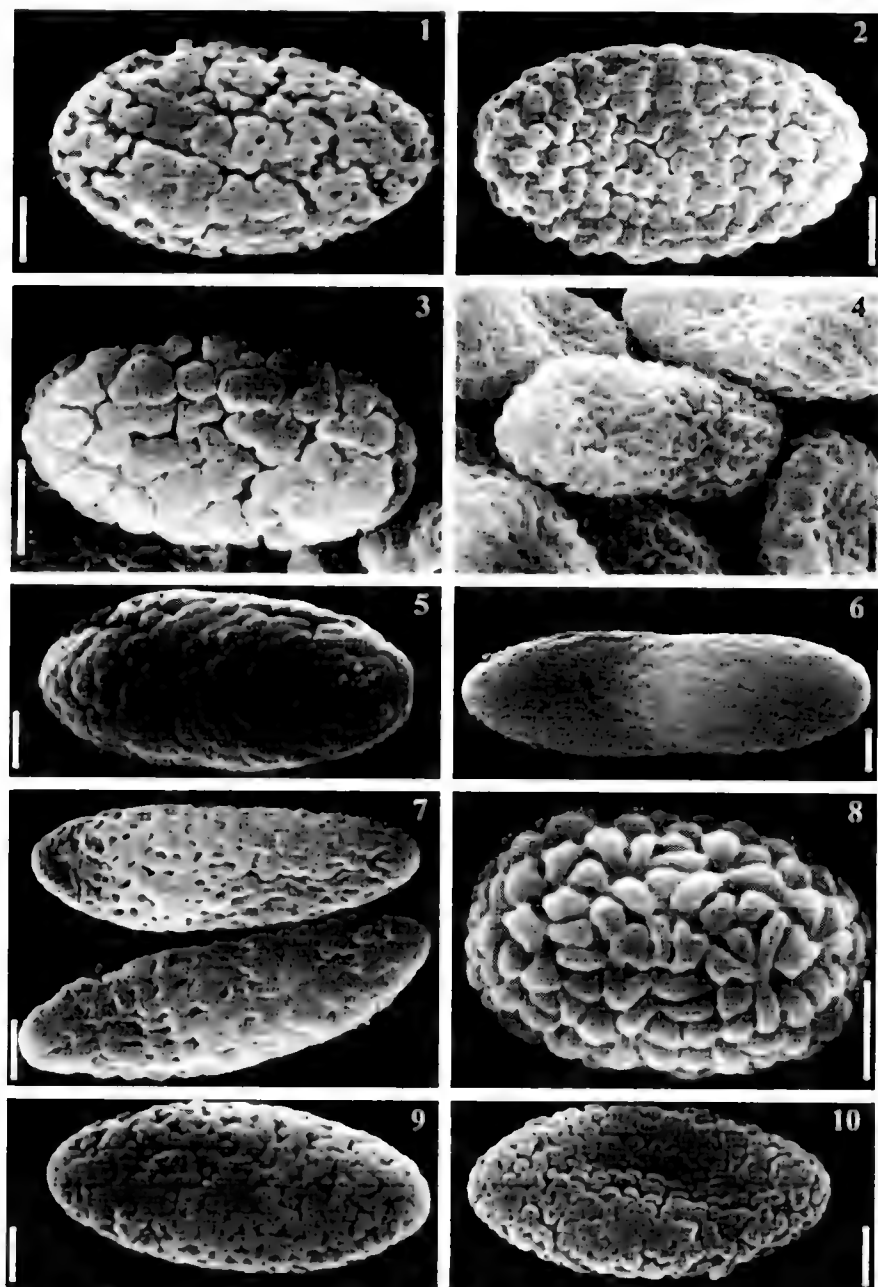


Рис. 12. Микроструктура поверхности оболочки спор микокалицевых грибов.
1 — *Chaenothecopsis vinosa*, 2 — *C. savonica*, 3 — *C. brevipes*, 4 — *Protocalicium jaczevskii*, 5 — *Chaenothecopsis resinicola*, 6 — *C. edbergii*, 7 — *C. rubescens*, 8 — *Pyrgidium montelicum*, 9 — *Chaenothecopsis formosa*, 10 — *C. transcaucasica*. Масштаб: 1 мкм.

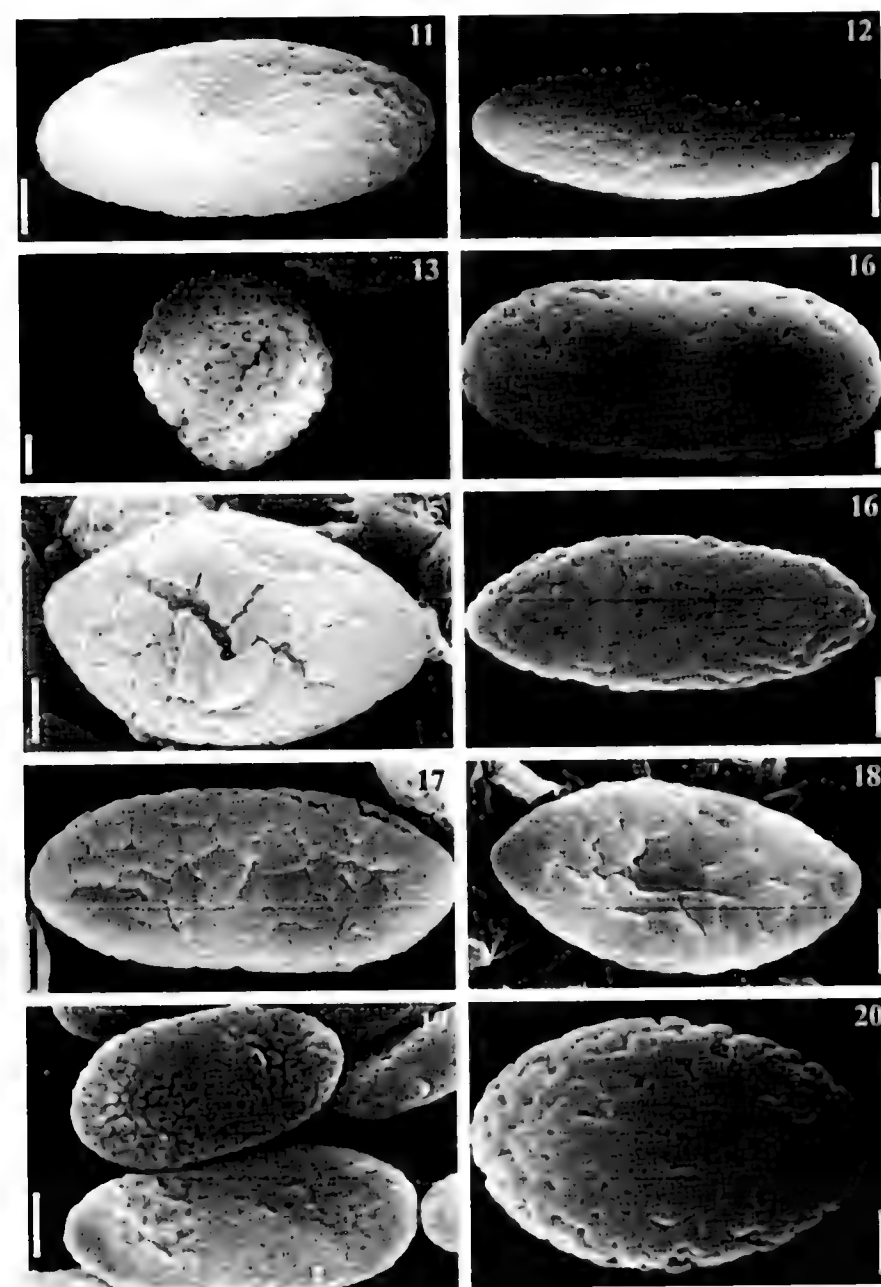


Рис. 12 (продолжение).

11 — *Chaenothecopsis heterospora*, 12 — *C. fennica*, 13 — *Sphinctrina anglica*, 14 — *Chaenothecopsis dolichocephala*, 15 — *C. ussuriensis*, 16 — *C. transbaikalica*, 17 — *C. pusiola*, 18 — *C. viridialba*, 19 — *C. nigropedata*, 20 — *C. nana*. Масштаб: 1 мкм.

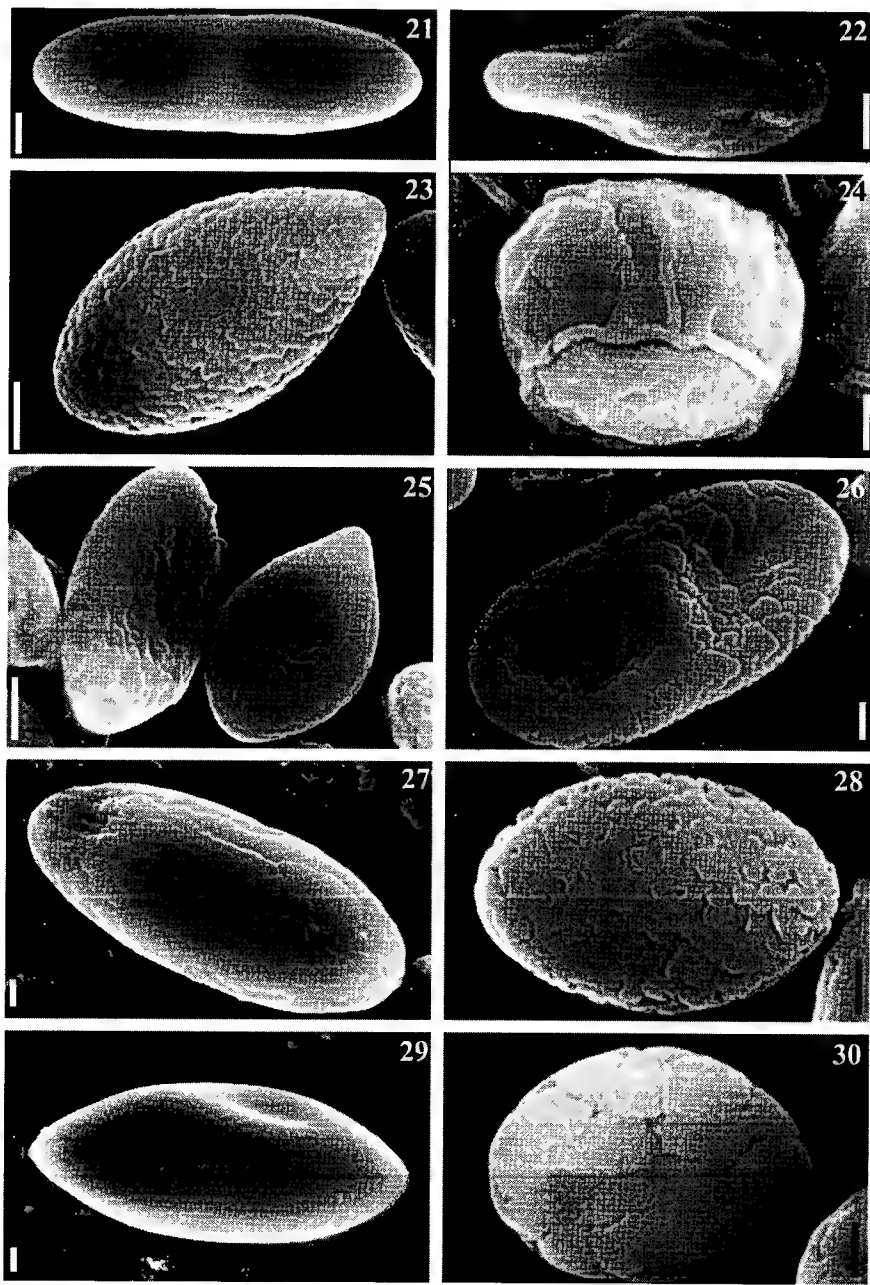


Рис. 12 (продолжение).
21 — *Chaenothecopsis asperopoda*, 22 — *C. weiana*, 23 — *Mycocalicium fuscipes*, 24 — *Sphinctrina turbinata*, 25 — *Mycocalicium ravenellii*, 26 — *Phaeocalicium curtisii*, 27 — *P. cercocarpicola*, 28 — *Mycocalicium subtile*, 29 — *Stenocybe septata*, 30 — *Mycocalicium chaudharui*. Масштаб: 1 мкм.

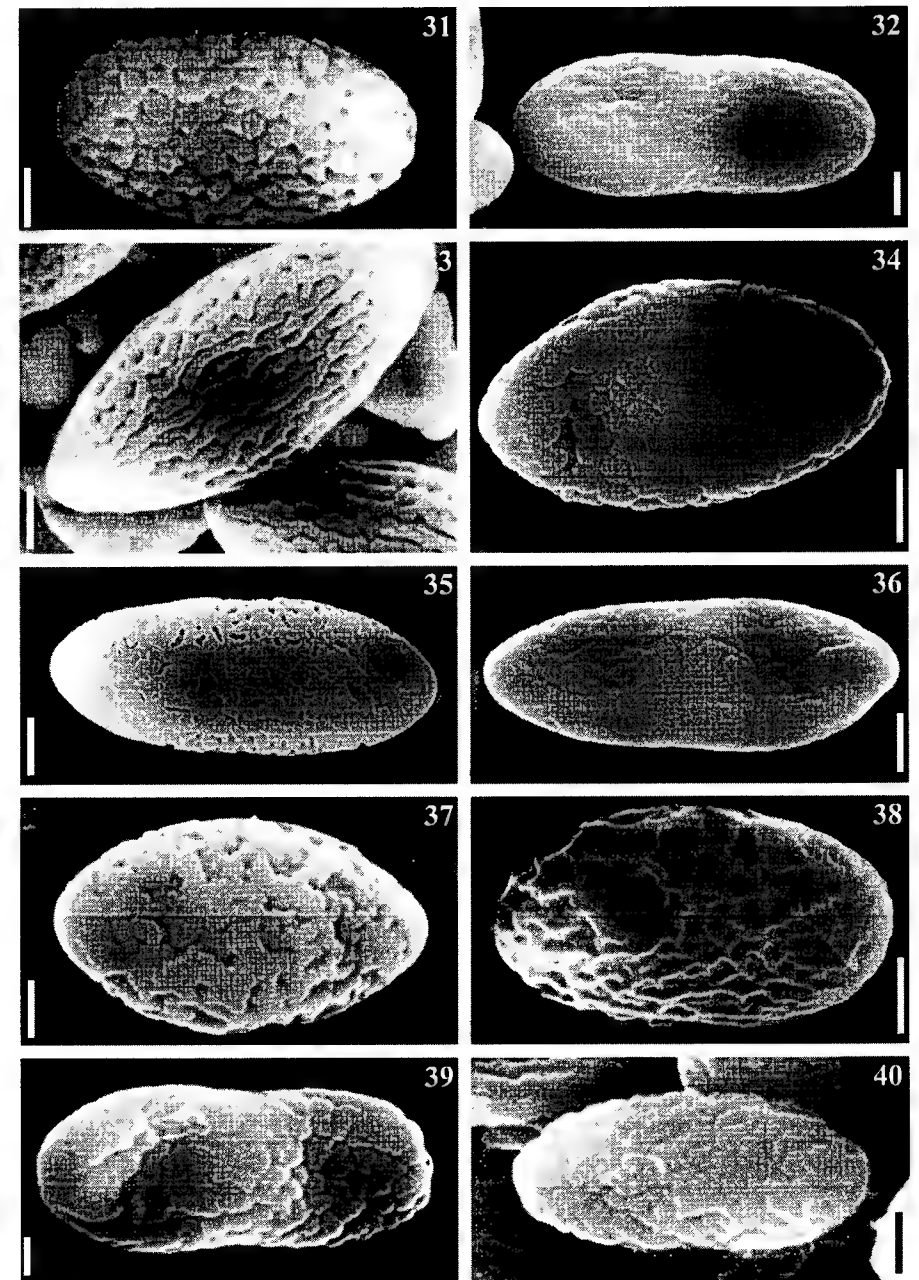


Рис. 12 (окончание).
31 — *Chaenothecopsis viridireagens*, 32 — *Phaeocalicium populneum*, 33 — *Chaenothecopsis tibellii*, 34 — *Phaeocalicium ornicolum*, 35 — *P. ahtii*, 36 — *Chaenothecopsis pusilla*, 37 — *C. sinensis*, 38 — *Mycocalicium sequoiae*, 39 — *Chaenothecopsis eugenia*, 40 — *C. trassii*. Масштаб: 1 мкм.

Б. Оболочка спор с микроструктурой в виде борозд и гребней, параллельных оси споры: *Chaenothecopsis nigropedata*, *C. pilosa*, *C. tibellii*, *Phaeocalicium cerco-carpicola*.

В. Оболочка спор с микроструктурой в виде беспорядочно расположенных борозд и гребней: *Chaenothecopsis arthoniae*, *C. epithallina*, *C. eugenia*, *C. exilis*, *C. haematopus*, *C. nigra*, *C. nivea*, *C. sanguinea*, *C. tasmanica*, *C. caucasica*, *C. tristis*, *C. ussuriensis*, *Mycocalicium albonigrum*, *M. ravenellii*, *Phaeocalicium ahtii*, *P. tibeticum*.

Необходимо отметить, что такое подразделение весьма приблизительно. Орнаментация спор микокалициевых грибов является стабильным видовым признаком, при этом практически нет видов с абсолютно одинаковой микроструктурой оболочки.

2.5. Анаморфы

Одной из наиболее трудных проблем в изучении как микокалициевых грибов, так и всех аскомицетов является проблема идентификации анаморф и телеоморф, относящихся к одному виду, поскольку нередко несовершенные грибы проводят весь жизненный цикл в стадии анаморф. С другой стороны, для многих видов сумчатых грибов удастся получить анаморфы только в искусственных условиях. Установление видового единства анаморф – телеоморф, возможное у листоватых и даже накипных форм лишенизированных грибов при их совместном наличии, практически невозможно для микокалициевых грибов.

Первые данные об анаморфах калициоидных грибов и лишайников приводятся в работах М. Tulasne (1852), А. Möller (1887) и Е. Neubner (1893). Анаморфы микокалициевых грибов из родов *Stenocybe* и *Sphinctrina* впервые описал W.L. Lindsay (1872). Möller (1887) впервые культивировал микобионт *Mycocalicium subtile* и получил анаморфы целомицетного типа.

С 70-х годов XX века начинается детальное изучение конидиом и конидий (Letroit-Galinou, 1972; Janex-Favre, 1977). G. Vobis (1980) дает первую классификацию конидий и конидиофор. Анаморфы микокалициевых грибов в 80–90-е годы активно исследует Tibell (1978a, 1991a, 1991b, 1993a, 1995). Ему удается получить в культуре анаморфы *Chaenothecopsis debilis*, *C. haematopus*, *C. savonica*, *C. viridireagens*. Анаморфы микокалициевых грибов оказались как целомицетного, так и гифомицетного типов.

Биологическая роль анаморф до сих пор не ясна. Многие авторы предполагали, что конидии могут выполнять роль сперматиев (Tulasne, 1852; Bachmann, 1912; Henssen, 1963; Ahmadjiang, 1969; Jahns, 1970), однако только R. Honegger (1984) впервые показал документально контакт микроконидий с трихогиной. Многие авторы предполагают, что у разных групп аскомицетов конидии могут играть разную биологическую роль, принимать участие в половом процессе с

одной стороны и участвовать в бесполом размножении с другой стороны (Santesson, 1950; Vobis, 1977; Gargas et al., 1995; Tibell, 1997). Tibell (1997) считает, что биологическая роль несовершенных стадий у калициоидных, в том числе микокалициевых, грибов с большой степенью вероятности может сводиться к первичной колонизации новых территорий и создании несимбиотических популяций микобионтов, до тех пор пока не возникнут условия для образования новых симбиотических ассоциаций.

2.6. Фотобионт

Несмотря на то, что представители порядка *Mycocaliciales* не образуют собственного лишенизированного слоевища, многие виды этой группы в различной степени связаны симбиотическими отношениями с водорослями, являясь факультативными или облигатными обитателями на слоевищах лишайников и на колониях свободноживущих водорослей (глава 3, табл. 5). Плодовые тела микокалициевых грибов — факультативных обитателей слоевищ лишайников — часто обнаруживаются в смеси с другими лишайниками, особенно калициоидными, на древесине, в условиях повышенной влажности, при этом в подходящих для них условиях они нередко поселяются также на колониях свободноживущих водорослей. Несмотря на то, что взаимоотношения микокалициевых грибов и хозяина в настоящее время неясны, из 28 видов микокалициевых грибов, обитающих на лишайниках, 20 видов являются облигатными. Долгое время их считали паразитическими или парасимбиотическими, однако и факультативные, и облигатные обитатели на лишайниках не вызывают каких-либо заметных повреждений у хозяина, поэтому их взаимоотношения скорее ближе к комменсальным.

Тем не менее, поскольку многие виды микокалициевых грибов облигатно связаны какими-либо отношениями с водорослями, характер водоросли, которую мы условно называем фотобионтом, имеет принципиальное таксономическое значение. В некоторых случаях определение типа фотобионта является наиболее простым способом определения микокалициевых грибов.

В работах ранних исследователей XIX века фотобионт практически не учитывался в систематике микокалициевых грибов. Имеется указание на наличие водоросли рода *Stichococcus* в слоевище одного из представителей порошкоплодных лишайников — *Sphaerophorus stereocauloides* (Neubner, 1883). Vainio (1927), продолжая традиционно использовать морфолого-анатомические признаки в систематике, уделяет большое внимание биологии видов, разделив все виды на лишенизированные (лишайники), сапрофиты-паразиты на лишайниках и нелишенизированные сапрофиты. Впервые оценив таксономическое значение рода водоросли, Vainio (1927) и позднее Räsänen (1943) значительно преувеличили его, выделив большое количество таксонов калициоидных грибов и лишайников на основании различий по отношению к фотобионту. Справедливо отвергая некото-

рые таксоны, идентифицированные Vainio и Räsänen, Окснер (1956б), высказываясь против выделения таксонов на основании различий по фотобионту, приводит ошибочные данные о присутствии различных водорослей в слоевищах одних и тех же видов калицевых лишайников, полученные, вероятно, в результате неправильной идентификации видов. Однако анатомо-морфологические данные, полученные для многих облигатно связанных с фотобионтом видов, свидетельствуют о строгой видоспецифичности к типу фотобионта у микокалицевых грибов. При этом определенный вид микокалицевых грибов может встречаться на различных типах субстрата. Например, *Chaenothecopsis brevipes* — вид крайне редкий, но известный из всех флористических царств мира (глава 4), может встречаться как на слоевищах лишайников (*Arthonia*, *Schismatomma*), так и на коре деревьев, однако апотеции *Chaenothecopsis brevipes* всегда ассоциированы с водорослями рода *Trentepohlia*.

Фотобионты микокалицевых грибов относятся к двум порядкам зеленых водорослей — *Chlorococcales* и *Ulotrichales*. Среди представителей порядка *Chlorococcales* роды *Cystococcus*, *Dictiochloropsis*, *Trebouxia* (Raths, 1938; Tschermak-Woess, 1978), *Pleurococcus* (Ромс, 1965) и *Protococcus* (Henssen, Jahns, 1974) отмечены как фотобионты калициодных грибов. Из улотриковых водорослей — роды *Stichococcus* и *Trentepohlia* (Nylander, 1880) являются фотобионтами калициодных грибов и лишайников.

По отношению к фотобионту все микокалицевые грибы можно разделить на 3 группы (см. приложение):

1. Нелихенизированные аскомицеты, не вступающие в симбиотические отношения с водорослями в течение всего жизненного цикла — 80 видов.

2. Нелихенизированные аскомицеты, способные вступать в факультативные симбиотические отношения с водорослями. К этой группе относятся паразиты или комменсалы на лишайниках и колониях свободноживущих водорослей (*Chaenothecopsis nigra*, *C. pusilla*, *C. savonica*, *C. tasmanica*, *Stenocybe pullatula*). Представители этой группы не являются специфичными к определенному фотобионту.

3. Облигатные симбионты водорослей, специфичные к определенному роду фотобионта. Большинство представителей этой группы вступают в симбиотические отношения с водорослями рода *Trentepohlia* — 27 видов. Специфичными к фотобионту из порядка *Chlorococcales* является 21 вид и к фотобионту рода *Stichococcus* — 8 видов.

2.7. Хемотаксономические особенности

Начиная с работ Nylander (Вайнштейн, Равинская, Шапиро, 1990), в систематике лишайников, в том числе калициодных грибов и лишайников, используются методы идентификации химических различий между таксонами с помощью та-

ких химических реактивов, как гидроокись калия, гипохлорит кальция и кислоты. Получаемые цветные реакции указывали на наличие или отсутствие в слоевищах вторичных метаболитов, часто специфичных для конкретных таксонов.

Состав лишайниковых веществ у многих представителей калициодных грибов и лишайников в настоящее время хорошо известен. Так, Tibell (1984b) приводит 32 наименования вторичных метаболитов для данной группы. Однако лишь 2 вида микокалицевых грибов — *Mycocalicium sequoiae* и *M. ravenellii* — содержат вульпиновую и протокеттаровую кислоты. Tibell (1984b) считает это единственным известным случаем среди нелихенизированных аскомицетов вообще. Здесь необходимо отметить, что данные виды значительно отличаются от других микокалицевых грибов и по другим признакам и, вероятно, являются парафилетическими по отношению к ним (глава 1).

Тем не менее, многие микокалицевые грибы содержат аморфные и кристаллические цветные пигменты неизученной природы. Они нередко дают цветные реакции с КОН и HNO₃, которые используются в систематике видов *Mycocaliciales*. Это в основном реакции красного, зеленого и желтовато-коричневого оттенков.

Существенное значение имеют также цвет и локализация пигментов. Они могут находиться в самых различных частях плодовых тел — в эпитеции, гипотеции, эксципуле или на поверхности ножки, и таким образом их наличие или отсутствие являются важными, хотя и не основными таксономическими признаками.

В некоторых случаях только цветные реакции позволяют разделить принятые в настоящее время таксоны. Так, почти только по реакции с КОН можно отделить *Chaenothecopsis pusilla* и *C. viridireagens* от *C. pusilla*. Данные таксоны, возможно, образуют филогенетически единые группы таксонов надвидового ранга и, вполне вероятно, будут объединены в результате появления дополнительных данных.

Известны случаи, когда химические реакции у микокалицевых грибов имеют очень ограниченные рамки по времени. Например, красная реакция головок апотециев с КОН у *Chaenothecopsis pusilla* проходит в течение нескольких секунд. Исследования гербарных образцов показали, что с течением времени характерные для определенных таксонов реакции перестают наблюдаться, вероятно, в связи с разрушением веществ, их вызывающих. Так, исследованный материал *Chaenothecopsis rubescens*, собранный в 1927 г., не давал реакции с КОН, обычной для образцов 30–40-летнего возраста. Образцы *C. dolichocephala* уже трехлетнего возраста не дают цветных реакций с КОН, характерных для свежего материала.

Необходимо отметить, что причины, вызывающие цветные реакции, могут быть совсем различными. В ряде случаев это обратимые реакции, связанные с изменением pH. Например, если после появления яркого зеленого окрашивания при действии КОН на апотеции *Chaenothecopsis viridireagens* добавить кислоту, естественные цвета восстанавливаются. Реакции могут быть вызваны растворе-

нием содержащихся в апотециях кристаллических или аморфных пигментов или изменением цвета часто различно окрашенных гиф.

Таксономическое значение химических признаков невозможно оценить однозначно (глава 1). В ряде случаев это стабильный признак для значительно изолированных популяций. Исследование таких видов, как *Chaenothecopsis haematopus* (популяции Новой Зеландии, Южной Америки, Дальнего Востока и Скандинавии), *C. vainioana* (Южная Америка и Кавказ), *C. asperopoda* (Дальний Восток и Северная Америка), и ряда других показали полную идентичность химических реакций в изученных образцах. В то же время, в ряде случаев наблюдаются различные реакции в различных популяциях. Так, действие КОН на апотеции *C. ochroleuca* из образцов с Кавказа приводит к появлению красного окрашивания, постепенно переходящего в зеленое. Для образцов из Европы и Юго-Восточной Азии характерно только красное окрашивание, исследование образцов из Британской Колумбии и Камчатки показало отсутствие реакций вообще.

2.8. Общие закономерности репродуктивной стратегии микокалицевых грибов

«В арсенале средств борьбы за сохранение вида главная роль принадлежит репродуктивной биологии... Репродуктивная биология должна изучаться на организменном, популяционно-видовом и биоценотическом уровнях» (Терехин, 2000). Репродуктивная биология отличается от «биологии размножения» тем, что биология размножения изучалась на организменном уровне, а репродуктивная биология выходит на уровень вида, то есть «определяется не только генетической программой, но и экологическими связями и взаимосвязями всего процесса размножения» (Левина, 1981).

Особенности репродуктивной биологии микокалицевых грибов, как и большинства грибов и растений, связаны с неподвижным образом жизни, что привело к необходимости образования диаспор — специальных структур, обеспечивающих размножение и расселение организмов. Микокалицевые грибы не обладают лихенизированным слоевищем, что исключает возможность вегетативного размножения, распространенного среди лихенизированных аскомицетов. Именно вегетативному размножению придают преимущественную роль некоторые лихенологи (Урбанавичюс, 1999). У представителей сем. *Mycocaliciaceae* имеются только 2 вида диаспор — аскоспоры и конидии.

Для оценки эффективности репродуктивной стратегии в биологии сложились такие понятия, как репродуктивное усилие и репродуктивный успех. Под понятием «репродуктивное усилие» для высших растений подразумевается доля репродуктивной биомассы в общей фитомассе всего организма (Harper, Ogren, 1970), то есть «репродуктивное усилие — это доля энергетических ресурсов, направленных организмом на репродукцию... Репродуктивное усилие является видовым

признаком, генетически наиболее устойчивым по отношению к другим показателям репродукции» (Злобин, 2000).

Уровень репродуктивного успеха микокалицевых грибов можно оценить, анализируя современное состояние популяций этих организмов, при этом главными показателями являются численность организмов в популяции и территория, занимаемая данной популяцией.

Можно считать, что наибольшего репродуктивного успеха добилась группа видов, близких к *Chaenothecopsis pusilla*. Это в большинстве биполярные виды с широкими ареалами, имеющими дизъюнкции только в тропических и нелесных районах. К этой группе относятся *Chaenothecopsis consociata*, *C. nana*, *C. nigra*, *C. nigropedata*, *C. pusiola*, *C. tasmanica*, *C. viridireagens*, *C. debilis*, *C. pusilla*, *C. savonica*, *Mycocalicium subtile*. Несомненным показателем репродуктивного успеха этих видов является массовость их популяций. Если обратить внимание на популяции таких видов, как *Mycocalicium subtile*, *Chaenothecopsis pusiola* или *C. savonica*, трудно не заметить, что их плодовые тела, как правило, очень плотно покрывают субстрат на достаточно больших площадях до нескольких квадратных метров.

Если проанализировать причины такого успеха, то можно выделить несколько аспектов:

- неспецифичность или слабая специфичность к субстрату позволяет занимать максимальное количество экологических ниш;
- биологическая пластичность (большинство этих видов являются нелихенизированными сапрофитами, способными обитать как консументы на лишайниках и свободноживущих водорослях);
- максимальное репродуктивное усилие, выраженное в максимальном на единицу площади количестве апотециев, производящих максимальное количество диаспор;
- относительно маленькие размеры аскоспор компенсируются их большим количеством и возможностью переноса на более дальние расстояния;
- именно у представителей этой группы микокалицевых грибов — *C. savonica*, *C. viridireagens*, *Mycocalicium subtile*, *C. nana* — в природных условиях обнаружены анаморфы, которые, вполне возможно, как считает Tibell (1997), играют роль первопроходцев для видов, имеющих облигатные симбиотические отношения с водорослями.

Важным аспектом является соотношение стратегии репродукции и стратегии выживания. В результате различных экологических стрессов, таких как изменение климата, исчезновение привычного экотопа в результате вымирания растений-хозяев, и вследствие этого — резкого сокращения численности популяции возникают трудности для успешной репродукции и встает вопрос о способности выживания в новых условиях местообитания.

Примером стратегии выживания могут служить обитатели на смоле деревьев — *Chaenothecopsis asperopoda*, *C. resinicola*, *C. eugenia*, *C. golubkova*, *C. nigri-*

punctata, *C. schefflerae*, *Mycocalicium sequoiae* и др. Все эти виды явно являются реликтами прошлых эпох, они значительно дивергировали от всех других микокалициевых грибов, обладают широкими, но сильно дизъюнктивными ареалами или вообще сохранились в одном местообитании, численность организмов в их популяциях крайне мала. Однако их стратегия выживания состояла в том, чтобы освоить новую уникальную экологическую нишу. Эти грибы обитают на смоле поврежденных деревьев, причем на обратной стороне коры, которая отслаивается по различным причинам, и ее внутренняя поверхность покрывается смолой. В этих условиях создается крайне стабильный микроклимат и полностью отсутствует конкуренция. В конечном итоге это приводит к потере биологической пластичности и биологическому регрессу, что ведет к вымиранию подобных организмов. Известны ископаемые остатки одного из этих видов — *Chaenothecopsis bitterfeldensis*, найденные в Германии в янтаре приблизительно миоценового периода. Однако в настоящее время «резинофильные грибы» известны в основном только в регионах с более древней геологической историей, таких как Область Скалистых гор и Восточноазиатская флористическая область.

Интересен пример реликтового вида — *Mycocalicium sequoiae*. Он обитает только на *Sequoiadendron giganteum*. Последний был эдификатором третичных лесов умеренных регионов Северного полушария, а в настоящее время сохранился только на ограниченной территории в Калифорнии. Вполне возможно, что образование псевдостромы у *Mycocalicium sequoiae*, в которой формируется множество плотно сгруппированных, с разветвленными ножками апотециев, несущих по несколько головок, является примером стратегии выживания этого вида.

Таким образом, общей закономерностью репродуктивной стратегии микокалициевых грибов является максимально возможное расширение ареала популяций за счет увеличения плотности плодовых тел и максимального увеличения количества и качества производимых диаспор, а также за счет увеличения экологической и биологической пластичности.

Глава 3

ЭКОЛОГИЯ МИКОКАЛИЦИЕВЫХ ГРИБОВ

3.1. Общие особенности экологии микокалициевых грибов

Микокалициевые грибы являются неотъемлемым компонентом лесных формаций. Они встречаются во всех типах лесов, во всех флористических царствах, на всех континентах, занимая в лесных ценозах свои экологические ниши.

Микокалициевые грибы обнаружены везде, где есть древесный субстрат. Они известны в Гипоарктике и Субантарктике, на северной и южной границах лесной зоны. На Таймыре, на широте выше 70°, представители рода *Phaeocalicium* встречаются уже в тундровой зоне. Ареалы многих видов охватывают тропические области. В высотном отношении микокалициевые грибы встречаются как на уровне моря, так и на границе лесного пояса в горах. На восточной границе Тибета неидентифицированные виды рода *Chaenothecopsis* обнаружены на высоте более 4500 м над ур. м.

Субстрат является одним из важнейших факторов, определяющих возможности для распространения микокалициевых грибов. Представители пор. *Mycocaliciales* встречаются главным образом на древесном субстрате, они являются сапрофитами, паразитами или комменсалами на колониях водорослей и на лишайниках, парасимбионтами лишайников, редко встречаются на мхах, грибах и экссудатах деревьев. Многие виды являются специфичными к определенному типу субстрата, облигатными паразитами-сапрофитами лишайников и высших растений.

По отношению к режиму увлажнения представители пор. *Mycocaliciales* являются в большинстве своем мезофитами и гигромезофитами. Они обитают, как правило, в экотопах, которые характеризуются повышенной влажностью, но при отсутствии прямого попадания влаги в виде дождя непосредственно на плодовые тела. Лишь отдельные представители микокалициевых можно отнести к группе мезоксерофитов (*Mycocalicium subtile*, *Phaeocalicium ahtii*, *P. cercocarpicola*, *Stenocybe fragmenta*). Встречаясь в ксерофильных условиях, они скорее проявляют определенную выносливость к пересыханию, предпочитая более мезофильные местообитания.

Подавляющее большинство микокалициевых грибов обитает в холодно-умеренных регионах мира: 65% в Северном полушарии, 9% в Южном полушарии и

13% — биполярные виды (глава 4, табл. 9). В отношении температурного режима микокалицевые грибы являются психрофитами, предпочитающими холодные и влажные местообитания. Экологические ниши, занимаемые представителями *Mycocaliciales*, находятся в основном у поверхности земли, в тени, под пологом леса. Основными особенностями микроклимата подобных местообитаний являются слабая освещенность, уменьшение температуры воздуха в припочвенных слоях, смягчение амплитуды колебания температуры, ослабление ветра, повышенная относительная влажность воздуха (Криворотов, 2001). Однако характер микроместообитаний микокалицевых грибов может меняться в зависимости от внешних условий. Так, в районах влажных субтропиков или в горных ущельях с повышенной атмосферной влажностью апотеции микокалицевых грибов обнаружены почти у крон деревьев. В то же время, в «криофильных» условиях гипоарктической зоны плодовые тела микокалицевых грибов можно найти только в прикомлевой части, среди мхов и других растений, поддерживающих необходимый уровень влажности.

Детальные исследования сезонных и суточных колебаний микроклиматических условий и связанной с этим динамики роста некоторых представителей лишенизированных аскомицетов проведены Криворотовым на примере пихтово-буковых формаций Северного Кавказа (Криворотов, 1995, 1997, 2001). В частности, Криворотовым показано, что наиболее активный рост лишайников происходит в мае — июне, в условиях относительно высокой влажности и низкой температуры. Аналогичные наблюдения в отношении калиционидных грибов и лишайников сделал J. Rikkinen (1995).

Rikkinen (1995) отмечает, что в биосфере Земли преобладающее положение занимает «психросфера», к существованию в которой были вынуждены приспособиться многие организмы, в том числе микокалицевые грибы. Лишь их незначительная часть (9.5%) оказалась толерантна к высокой температуре и обитает в тропических районах планеты.

По отношению к режиму освещенности микокалицевые грибы являются сциофитами. Они почти никогда не встречаются в экотопах, доступных прямым солнечным лучам. Интересные наблюдения проведены Rikkinen (1995), сделавшим предположение, что калиционидные грибы и лишайники используют свет, отраженный от снега. По мнению Rikkinen, в летний период температура воздуха слишком высока для нормального роста микокалицевых грибов. При повышенной влажности перегрев может привести к гибели плодовых тел, при условии их активного роста. В весенний же период создается оптимальное сочетание режима влажности и освещенности.

Как отмечено выше (см. предисловие), микокалицевые грибы наиболее характерны для первичных лесов, характеризующихся большой протяженностью и отсутствием человеческой деятельности. В типичных для них экотопах они нередко являются доминантами. Особенности микроклимата конкретного ценоза (в первую очередь, соотношение влажности и освещенности) являются более суще-

ственными для распространения видов *Mycocaliciales*, чем макроклиматические и орографические параметры.

3.2. Эколого-субстратная характеристика микокалицевых грибов

В результате исследования субстратной экологии микокалицевых грибов было идентифицировано 13 эколого-субстратных групп (табл. 5).

1. Древесина деревьев. Эпиксилами являются 43 вида микокалицевых грибов (см. приложение). В бореальной зоне Голарктики 19 видов отдают предпочтение древесине хвойных пород деревьев, это в основном виды с широкой экологической амплитудой, лишь некоторые виды, как *Chaenothecopsis exilis*, *C. fennica*, *C. tibellii*, являются специфичными к данному виду субстрата. облигатными эпиксилами на лиственных породах являются тропические-субтропические грибы из рода *Mycocalicium*: *M. anomalum*, *M. albonigrum*, *M. americanum*, *M. fulvofuscum*, *M. ravenellii*, *M. victoriae*.

2. Отмершая кора деревьев. Большинство микокалицевых грибов является эпифитами. Из табл. 5 видно, что 41 вид пор. *Mycocaliciales* обитает на коре лиственных пород деревьев. Эта цифра в значительной степени определяется наличием облигатных эпифитов определенных пород деревьев, таких как *Chaenothecopsis amurensis* на *Phellodendron amurense*, *C. caucasica* на *Platanus orientalis*. Многие виды *Phaeocalicium*, названия которых говорят сами за себя — *P. betulinum*, *P. tremulicola*, *P. populneum* и др. — являются облигатными паразитами-сапрофитами мелколиственных пород деревьев. Большинство представителей рода *Stenocybe* также являются субстратоспецифичными видами, предпочитая кору хвойных пород. Так, *S. major* обитает на коре *Abies* spp., *S. flexuosa* — на коре *Picea* spp., *S. clavata* — на коре *Thuja* spp. Тем не менее, узкоспецифичными к коре определенных пород деревьев являются только 18 из 59 обитающих на коре видов микокалицевых грибов (см. приложение). Для многих видов кора является лишь субстратом, физические характеристики которого обеспечивают подходящие микроусловия для обитания микокалицевых грибов. Для микокалицевых важны такие свойства коры, как продолжительность ее существования и наличие неровностей и трещин, куда влага непосредственно не попадает. Например, на коре европейских видов березы — *Betula pubescens*, *B. verrucosa* — практически отсутствуют представители пор. *Mycocaliciales*, в то же время на Дальнем Востоке виды березы с твердой и неслущивающейся корой, как *B. kamtschatica* и *B. manshurica*, являются излюбленным субстратом для микокалицевых грибов. Неровная, с обилием трещин кора *Quercus robur*, как правило, всегда заселена различными видами калиционидных грибов и лишайников, тогда как гладкая кора видов *Quercus* Юго-Восточной Азии полностью непригодна для микокалицевых грибов.

Таблица 5

Эколого-субстратные группы в пор. *Mycocaliciales*

Субстрат		Число видов (в скобках — облигатно приуроченных к субстрату)								% от общего числа видов
		<i>Chaenothecopsis</i>	<i>Mycocalicium</i>	<i>Phaeocalicium</i>	<i>Protocalicium</i>	<i>Pyrgidium</i>	<i>Sphinctrina</i>	<i>Stenocybe</i>	Всего	
Древесина деревьев	Хвойные породы	16(5)	2(1)	—	—	1	—	—	19	16.5
	Лиственные породы	15(1)	8(7)	—	—	1	—	—	24	20.8
Отмершая кора деревьев	Хвойные породы	13(3)	1	—	—	1	1(1)	4(3)	19	16.5
	Лиственные породы	18(4)	1	18(4)	—	1	—	4(3)	41	35.6
Живая кора и тонкие веточки деревьев и кустарников	Хвойные породы	—	—	1(1)	—	—	—	1	2	1.78
	Лиственные породы	4	—	18(1)	—	—	1	1	24	20.8
Экссудаты деревьев	Хвойные породы	12(12)	1(1)	—	—	—	—	—	13	11.3
	Лиственные породы	2(2)	2(2)	—	—	—	—	—	4	3.5
Слоевища лишайников		21(13)	1(1)	—	—	—	6(6)	—	28	24.3
Колонии свободноживущих водорослей		8	—	—	—	—	—	—	8	6.7
Мицелий грибов		1(1)	—	—	1(1)	—	—	—	1	0.8
Плодовые тела грибов (<i>Polyporales</i>)		1(1)	—	1(1)	—	—	—	—	2	0.17
Печеночные мхи		—	—	—	—	—	—	—	1	0.8

3. Живая кора и тонкие веточки деревьев и кустарников. В отличие от других микокалицевых грибов, являющихся в большинстве сапрофитами, паразитами или комменсалами, представители этой эколого-субстратной группы никогда не вступают в симбиоз с водорослями и, возможно, являются паразитами высших растений.

Эта субстратная группа представлена комплексом приуроченных только к данному экотопу видов родов *Phaeocalicium* и *Stenocybe*. Большинство перечисленных ниже видов являются почти облигатными обитателями живой коры деревьев. Их апотеции первоначально поселяются, как правило, на двулетних побегах и постепенно исчезают в процессе отмирания коры хозяина. Преимущественно

эти виды обитают на мелколиственных породах — *Populus* (*Phaeocalicium gracile*, *P. populneum*, *P. praecedens*, *P. tibeticum*, *P. tremulicola*), *Betula* (*Phaeocalicium betulinum*, *P. flabelliforme*, *P. interruptum*, *P. matthewsianum*), *Alnus* (*P. compressulum*, *Stenocybe pullatula*), *Salix* (*Phaeocalicium boreale*). В Северной Америке один представитель этой группы — *Phaeocalicium minutissimum* — встречается на веточках *Quercus*, другой — *Phaeocalicium curtisii* — на *Rhus typhina*. В Центральной Азии на *Lonicera* spp. обитает мезоксерофильный вид — *Phaeocalicium ahtii*, на веточках *Cercocarpus* в Северной Америке — *Phaeocalicium cercocarpicola*. Лишь 1 вид — *Phaeocalicium pinaceum* — обитает на веточках хвойных пород деревьев (*Pinus sibirica*, *P. pumila*).

Интересно, что представители этой эколого-субстратной группы, являясь широко распространенными в бореальной зоне, практически не встречаются за пределами Голарктики и, вероятно, являются автохтонными для нее.

4. Экссудаты деревьев. Своеобразную экологическую нишу занимает группа видов, встречающихся на экссудатах деревьев, — это, прежде всего, смола хвойных и, реже, засохший сок лиственных пород, образовавшиеся в результате различных повреждений. Большинство таких видов являются крайне редкими. Впервые данная эколого-субстратная группа, в настоящее время широко известная как «resinicolous fungi», была идентифицирована в работе Tibell, Titov (1995), где было описано 8 видов. В настоящее время группа насчитывает 17 видов (табл. 5), большая часть из них описана в последнее время. Представители этой группы обитают, как правило, в затененных и влажных микроэкоотопах, возникающих под отслаивающейся по разным причинам корой, в результате чего происходит выделение смолы. Интересно, что нам никогда не приходилось наблюдать в подобных местообитаниях другие грибы и лишайники в смеси с микокалицевыми грибами. Интересна также география этой группы. «Резинофильные» грибы известны главным образом на Дальнем Востоке и в Юго-Восточной Азии. Это *Chaenothecopsis asperopoda*, *C. dolichocephala*, *C. eugenia*, *C. golubkova*, *C. resinicola* (Titov, Tibell, 1993; Tibell, Titov, 1995; Titov, 2001; Вэй, Титов, 2001; Гудовичева, Титов, 2007). Другая часть резинофильных грибов известна из Области Скалистых гор Северной Америки — *Chaenothecopsis asperopoda*, *C. edbergii*, *C. montana*, *C. nigripunctata*, *C. oregana*, *C. sitchensis*, *C. tsugae* (Rikkinen, 1999, 2003a, 2003b; Selva, Tibell, 1999; Goward, 1999). Резинофильные грибы обитают на смоле *Abies*, *Larix*, *Picea*, *Pinus*, *Thuja*, *Tsuga*. Другие представители этой группы известны из разных частей света и крайне редки. Так, *Chaenothecopsis tristis*, описанный Koerber (1855) из Германии на поврежденных молнией стволах *Acer* sp., был обнаружен вторично только 150 лет спустя в Псковской области, также на лиственных деревьях (*Tilia cordata*), поврежденных во время пожара (Titov, Tibell, 1999). *Mycocalicium sequoiae* встречается только в Калифорнии, где собран на поврежденных огнем стволах *Sequoia* и *Sequoiadendron* (Bonar, 1971); *Chaenothecopsis schefflerae* обитает на затвердевшем соке *Schefflera digitata* в Новой Зеландии (Samuels, Buchanan, 1983); *Mycocalicium chaudharii* — на *Mangifera indica*

в тропической Индии (Tewari, Pant, 1966); *Mycocalicium viscinicola* — на выделениях *Tristerix* в Южной Америке (Funk, Kuijt, 1981). Недавно был описан *Chaenothecopsis bitterfeldensis* из ископаемых остатков янтаря 20-миллионного возраста, приблизительно из периода миоцена — олигоцена (Rikkinen, Poinar, 2000).

5. Слоевища лишайников. Лишайники являются удобным субстратом для многих групп грибов (Журбенко, 2000). Микокалицевые грибы также обитают на лишайниках, причем из 28 видов 16 являются облигатно приуроченными к данному субстрату (табл. 5). Взаимоотношения микокалицевых грибов и хозяина в настоящее время не совсем ясны. Долгое время их считали паразитическими или парасимбиотическими. Детального исследования данного вопроса не проводилось, однако и факультативные, и облигатные обитатели лишайников не вызывают каких-либо заметных повреждений у хозяина, поэтому их взаимоотношения, скорее, ближе к комменсальным. Микокалицевые грибы используют слоевище хозяина как удобную экологическую нишу. При этом, однако, известны случаи, когда микокалицевые грибы подавляют развитие плодоношений хозяина. Например, на многих образцах *Chaenotheca chrysocephala*, пораженных *Chaenothecopsis consociata*, присутствуют плодовые тела только последнего. Наиболее часто микокалицевые грибы встречаются на слоевищах *Chaenotheca* (*Chaenothecopsis consociata*, *C. epithallina*, *C. formosa*), *Lecanora* (*Chaenothecopsis hospitans*, *C. kalbii*), *Haematomma ochroleucum* (*Chaenothecopsis ochroleuca*, *C. subparvoica*), *Schismatomma* (*Chaenothecopsis retinens*), *Arthonia* (*Chaenothecopsis arthoniae*, *C. brevipes*, *C. leifiana*), *Lecanactis* (*Chaenothecopsis australis*, *C. lecanactidis*), *Sagenidium* (*Chaenothecopsis sagenidii*), *Pertusaria* (*Mycocalicium rapax*, *Sphinctrina* spp.), *Calicium* (*Chaenothecopsis vainioana*), *Pyrgidium* (*Chaenothecopsis rubina*), *Tylophoron* (*Chaenothecopsis pilosa*). В последнее время сапрофиты-паразиты на лишайниках значительно увеличивают свои ареалы, вероятно, в связи с общим ухудшением экологической ситуации и ослаблением жизнеспособности и сопротивляемости слоевищ хозяев, становящихся таким образом более доступным объектом для микокалицевых грибов.

6. Колонии свободноживущих водорослей. Плодовые тела микокалицевых грибов — факультативных обитателей слоевищ лишайников — часто обнаруживаются в смеси с другими лишайниками, особенно калициоидными, на древесине, в условиях повышенной влажности. Такие виды, как *Chaenothecopsis nigra*, *C. pusilla*, *C. savonica*, *C. viridireagens* обитают в основном на древесине деревьев, при этом в подходящих для них условиях они нередко поселяются также на колониях свободноживущих водорослей, слоевищах и, реже, плодовых телах лишайников, особенно когда последние находятся в угнетенном состоянии.

7. Плодовые тела грибов. Группа представлена двумя видами, обитающими на плодовых телах *Polyporales*: *Phaeocalicium polyporaeum* — вид, циркумполярно распространенный в умеренных широтах Голарктики, и эндемик Великобритании — *Chaenothecopsis caespitosa*.

8. Мицелий грибов. Монотипный род *Protocalicium jaczevskii* найден на мицелии «серовой черни» — *Hormiscium pinophilum*. Вид известен только из типового местообитания в Западной Грузии.

9. Печеночные мхи. Единственный представитель данной группы, несколько аномальный вид *Stenocybe bryophila* обитает на живых печеночниках родов *Plagiochila* и *Frullania*.

Таким образом, подавляющее большинство микокалицевых грибов является сапрофитами на древесном субстрате. На живой коре обитают 26 видов, на слоевищах лишайников — 28 видов, 20 из которых облигатно приурочены к данному субстрату. Исключительно на экссудатах высших растений встречаются 17 видов, 12 из которых обитают на смоле хвойных пород деревьев. Факультативные комменсалы из рода *Chaenothecopsis* (6 видов) могут поселяться на колониях свободноживущих водорослей, 2 вида встречаются на плодовых телах *Polyporales* и по 1 виду на мицелии грибов и печеночных мхах.

Многообразие экотопов наряду с климатическими и другими факторами косвенно стимулирует видовую дифференциацию и предопределяет видовое богатство микобиоты конкретного региона. Так, во много раз большее многообразие субстратов в Голарктике, по сравнению с Голантарктикой, во многом предопределило наличие здесь максимального количества видов микокалицевых грибов (глава 4).

Известны примеры, когда представители микокалицевых грибов, облигатно приуроченные к определенному субстрату, в некоторых случаях, в основном на границах своего ареала, были обнаружены в совершенно нетипичных для них экотопах.

Данные примеры интересны с точки зрения возможности симпатрического видообразования у микокалицевых грибов в результате экологической (в данном случае — субстратной) изоляции.

Например, циркумполярно распространенный в Голарктике облигатный паразит-сапрофит на коре *Abies* spp. — *Stenocybe major* — замещается на Дальнем Востоке викарирующим видом — *S. flexuosa*, обитающим на коре *Picea* spp. Оба вида крайне близки, однако их разделяет четкий морфолого-анатомический hiatus. При этом на Дальнем Востоке оба вида сосуществуют на одной географической территории, в одних и тех же ценозах.

Другим примером могут быть близкородственные в отношении морфологии виды группы *Chaenothecopsis pusilla*. Так, распространенный повсеместно в мире сапрофит *C. viridireagens* при переходе на новый субстрат — слоевище *Chaenotheca chrysocephala* — замещается викарирующим видом *Chaenothecopsis consociata*, освоение же им слоевища субтропического лишайника *Pyrgidium montelicum* привело к образованию викарирующего вида *Chaenothecopsis rubina*. Вероятно, действие дизруптивного отбора привело к обособлению от крайне полиморфного и эвритопного вида *Chaenothecopsis pusilla* популяции, освоившей в качестве субстрата слоевище *Chaenotheca trichialis*. В результате физиологиче-

ских взаимоотношений с новым субстратом эта популяция дивергировала морфологически и, вероятно, генетически от исходного вида, что привело к возникновению викарирующего вида — *Chaenothecopsis epithallina*.

Физиологические отношения «гриб – субстрат» у облигатно приуроченных к определенному субстрату видов, вероятно, достаточно сильны, для того чтобы привести к генетической дивергенции и формированию новых видов.

Напротив, примеров аллопатрического видообразования у микокалициевых грибов практически нет. Географически изолированные популяции микокалициевых грибов, например биполярных видов, фенотипически не отличаются друг от друга. Здесь необходимо заметить, что данные геносистематики (Tibell — личное сообщение), свидетельствуют о наличии различий генотипов у географически изолированных популяций некоторых калициоидных грибов и лишайников, которые, однако, не привели к фенотипической дивергенции. Согласно И.И. Шмальгаузену (1940, 1968) фенотипическая однородность у генетически различных популяций объясняется действием стабилизирующего отбора. Идеи Шмальгаузена подтверждаются данными геносистематики, согласно которым эволюция генотипа может в определенной степени идти независимо от эволюции фенотипа (Антонов, 2000).

Значимость субстрата для грибов как гетеротрофных организмов всегда подчеркивалась микологами (Ячевский, 1927; Наумов, 1935; Купревич, 1940; Васильева, 1990; Каратыгин, 1993; и др.). Описывая пути видообразования у аскомицетов, Головин (1958) пишет, что грибы всегда связаны с определенным субстратом, «служащим для них одновременно и источником питания, и защитой, и областью распространения... независимо от того, являются ли виды паразитами или встречаются в качестве сапрофитов на мертвых частях растений... идентификация вида не может быть осуществлена без знания субстрата, на котором обнаружен гриб... все сумчатые грибы характеризуются с одной стороны функциональными, с другой — морфологическими признаками».

3.3. Значение микокалициевых грибов как индикаторов экологической непрерывности старовозрастных лесов

Вопросам мониторинга окружающей среды (в том числе с использованием данных по калициоидным грибам и лишайникам) в XX веке было посвящено множество работ (Самермаа, 1965; Rose, 1976; Мартин, 1984; Инсаров, Пчелкин, 1983, 1984; Трасс, 1985; Tibell, 1992; Пчелкин, 2002; Пыстина, 2003; и др.). Особенно актуально это в отношении лесных ценозов, как одних из наиболее уязвимых экосистем.

Надо признать, что роль микокалициевых грибов в лесных биогеоценозах невелика по сравнению с другими компонентами, такими как высшие растения, животные, макролишайники и другие группы грибов. Тем не менее, представи-

тели порядка *Mycocaliciales* являются неотъемлемой частью лесных биогеоценозов. Подавляющее число микокалициевых грибов обитает в первичных лесах со сформировавшимся стабильным микроклиматом. Многолетние исследования показали, что в нарушенных лесных ценозах, где ведется какая-либо хозяйственная деятельность, микокалициевые грибы практически не встречаются. Исключение составляет лишь незначительная группа азональных видов — *Chaenothecopsis debilis*, *C. pusilla*, *C. savonica*, *Mycocalicium subtile*.

В то время как макроклиматические условия являются внешними по отношению к конкретному лесному ценозу (Halonen et al., 1991; Tibell, 1992), возникновение определенного стабильного микроклимата в первичных лесах является результатом взаимного воздействия организмов друг на друга (Tibell, 1992; Selva, 1994; Rikkinen, 1995; Holien, 1996).

Впервые термин «long forest continuity» использовал F. Rose (1976) для обозначения состояния лесных сообществ, экология которых не нарушалась долгое время, что привело к формированию комплекса видов, характерных для стабильных экосистем. Экологическая непрерывность (продолжительность) существования лесных формаций является основой для выживания многих видов. В сообществах, где идут сукцессионные процессы, участники лесных ценозов постоянно меняются. В первичных же лесах формируется комплекс организмов, не способных выжить при изменении сложившихся экологических условий. К таким организмам относятся и значительное количество микокалициевых грибов. Если исключить облигатные паразиты-сапрофиты определенных пород деревьев, останется группа видов, характерных именно для первичных лесных формаций, эти виды могут быть биоиндикаторами экологической непрерывности существования лесов.

В целом, для видов-индикаторов продолжительности существования лесных формаций субстрат имеет второстепенное значение после микроклиматических условий. В табл. 6 показано распределение циркумполярно распространенных видов микокалициевых грибов Голарктики по основным эдификаторам лесов бореально-умеренной зоны. Как видно из табл. 6, виды *Abies* наиболее привлекательны для представителей *Mycocaliciales*: на пихте обнаружены 20 видов микокалициевых грибов. На втором месте — *Betula* spp. (15 видов), затем следуют *Picea* spp. и *Quercus* spp. (по 14 видов), *Alnus* spp. (11 видов), *Fagus* spp., *Larix* spp., *Pinus* spp. и *Populus* spp. (по 10 видов) и *Acer* spp. (8 видов). Данная информация показательна лишь относительно, так как представленные широко распространенные породы деревьев не во всех лесных формациях Голарктики занимают доминирующее положение. Главное значение имеет комплекс микокалициевых грибов-индикаторов экологической непрерывности лесных ценозов, независимо от субстрата, на котором они обитают.

Для того чтобы установить комплекс видов-индикаторов, универсальный для лесной зоны Голарктики, нами проведен сравнительный анализ 13 конкретных лесных биоценозов, представляющих различные флористические области и про-

Таблица 6

Распределение циркумполярно распространенных микокалициевых грибов по основным эдификаторам лесов boreально-умеренной зоны Голарктики

№	Вид	Порода дерева									
		<i>Abies</i>	<i>Acer</i>	<i>Alnus</i>	<i>Betula</i>	<i>Fagus</i>	<i>Larix</i>	<i>Picea</i>	<i>Pinus</i>	<i>Populus</i>	<i>Quercus</i>
1	<i>Chaenothecopsis brevipes</i>	+	+								+
2	<i>C. consociata</i>	+		+	+	+	+	+	+	+	+
3	<i>C. debilis</i>	+	+		+	+	+	+	+	+	+
4	<i>C. epithallina</i>	+			+			+			
5	<i>C. haematopus</i>	+		+			+	+			
6	<i>C. nana</i>	+			+		+	+	+		
7	<i>C. nigra</i>	+		+	+	+			+		+
8	<i>C. ochroleuca</i>		+	+		+					
9	<i>C. pusilla</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
10	<i>C. pusiola</i>	+					+	+	+		
11	<i>C. rubescens</i>	+	+	+	+			+			+
12	<i>C. savonica</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
13	<i>C. vainioana</i>	+		+							+
14	<i>C. viridialba</i>	+			+		+	+	+		+
15	<i>C. viridireagens</i>	+			+		+	+	+		+
16	<i>Mycocalicium albonigrum</i>	+				+					
17	<i>M. subtile</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
18	<i>M. victoriae</i>										
19	<i>P. betulinum</i>				+						
20	<i>P. compressulum</i>			+							
21	<i>P. flabelliforme</i>				+						
22	<i>P. interruptum</i>				+					+	
23	<i>P. polyporaеum</i>	+			+	+				+	
24	<i>P. populneum</i>									+	
25	<i>P. praecedens</i>									+	
26	<i>P. tremulicola</i>									+	
27	<i>Pyrgidium montelicum</i>	+	+								
28	<i>Sphinctrina leucopoda</i>										+
29	<i>S. tubaeformis</i>										+
30	<i>S. turbinata</i>	+				+		+			+
31	<i>Stenocybe flexuosa</i>							+			
32	<i>S. major</i>	+									
33	<i>S. pullatula</i>			+							
Общее число видов		20	8	11	15	10	10	14	10	9	14

винции Голарктики. Для сравнения взяты лесные формации, различные по составу пород деревьев — эдификаторов древостоя, различные в отношении высотно-широтных характеристик. Общим для всех сравниваемых лесных формаций является их зрелый возраст и относительно высокая степень изученности биоты микокалициевых грибов. Кроме того, большинство этих территорий являются эталонными для проведения мониторинга окружающей среды (Пчелкин, 2001, 2002). Результаты сравнительного анализа представлены в табл. 7. Для сравнения взяты только холодно-умеренные регионы Голарктики. Субтропические территории, входящие в Голарктическое царство, также имеют ряд характерных индикаторных видов, однако эти виды имеют крайне ограниченное распространение на территории Голарктики, и их индикаторная роль имеет локальное значение.

Ниже приведен перечень сравниваемых лесных формаций и известных для них видов микокалициевых грибов. Все данные получены в результате собственных исследований автора, кроме материалов по Северной Америке, Республике Коми и Белоруссии, которые приводятся по гербарным материалам и частично по литературе. Флористические области и провинции даны по А.Л. Тахтаджану (1974, 1978).

1. Циркумбореальная флористическая область

1.1. Арктическая провинция. Южный Таймыр. Северо-запад плато Путорана. Среднегодовая температура: $-9...-10^{\circ}\text{C}$, годовое количество осадков около 600 мм (Норин, 1986). Отдельные участки лесных массивов расположены посреди тундры, в долинах рек и по берегам озер. Исследован участок леса на высоте 300–400 м над ур. м. [коллектор А. Титов, 1982 г. (Титов, 1984а)], эдификатором древостоя которого является *Larix gmelinii*, кроме того, *Picea obovata*, *Betula pubescens* и *Alnus fruticosa*. Обнаруженные виды микокалициевых грибов: *Chaenothecopsis consociata*, *C. nana*, *C. pusilla*, *C. pusiola*, *C. savonica*, *C. viridialba*, *C. viridireagens*, *Mycocalicium subtile*, *Phaeocalicium betulinum*, *P. compressulum*, *P. interruptum* (LE). Эндемичные виды отсутствуют.

1.2. Алтай-Саянская провинция. Северные склоны хребта Хамар-Дабан. Байкальский заповедник. Среднегодовая температура: $-2...-3^{\circ}\text{C}$, годовое количество осадков 800–900 мм (Заповедники СССР, 1989; Урбанавичене, Урбанавичюс, 1998). Исследован участок леса на высоте 500–700 м над ур. м. [коллектор А. Титов, 1983 г. (Титов, 1985б, 1990а)], эдификаторами древостоя которого являются *Abies sibirica*, *Pinus sibirica* и *Populus suaveolens*; кроме того, экотопом для микокалициевых грибов являются *Picea obovata*, *Betula* spp., *Sorbus* sp., *Padus* sp. и *Alnus fruticosa*. Обнаруженные виды микокалициевых грибов: *Chaenothecopsis consociata*, *C. debilis*, *C. nana*, *C. pusilla*, *C. pusiola*, *C. savonica*, *C. transbaikalica*, *C. vainioana*, *C. viridialba*, *C. viridireagens*, *Mycocalicium subtile*, *Phaeocalicium betulinum*, *P. compressulum*, *P. pinaceum*, *P. populneum*, *Sphinctrina turbinata*, *Stenocybe major* (LE). Эндемичный вид — *Phaeocalicium pinaceum* (эндемик Восточной Сибири).

Таблица 7

Сравнительная характеристика биоты микокалицевых грибов некоторых лесных ценозов Голарктики

№	Вид	Лесные ценозы в пределах флористических провинций													Общее число местонахождений
		1.1	1.2	1.3	1.4	1.5	1.6	2.1	3.1	3.2	3.3	4.1	5.1	6.1	
1	<i>Chaenothecopsis amurensis</i>								+						1
2	<i>C. asperopoda</i>			+					+	+				+	4
3	<i>C. brevipes</i>				+	(+)		(+)	+		+	+	+	+	6(8)
4	<i>C. consociata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	12
5	<i>C. debilis</i>	(+)	+	+	+	+	(+)	+	+	+	+	+	(+)	+	10(13)
6	<i>C. dolichocephala</i>								+	+					2
7	<i>C. edbergii</i>													+	1
8	<i>C. epithallina</i>			(+)		+	+		+				(+)	+	4(6)
9	<i>C. eugenia</i>										+				1
10	<i>C. exilis</i>													+	1
11	<i>C. fennica</i>	(+)					+								1(2)
12	<i>C. formosa</i>										+				1
13	<i>C. golubkovaе</i>				+				+		+				3
14	<i>C. haematopus</i>	(+)		+			+		+	+	+			+	6(7)
15	<i>C. heterospora</i>										+				1
16	<i>C. himalayensis</i>										+	+			2
17	<i>C. hospitans</i>				+	(+)									1(2)
18	<i>C. hyrcana</i>											+			1
19	<i>C. irregularis</i>								+	+	+			+	4
20	<i>C. montana</i>													+	1
21	<i>C. nana</i>	+	+	+	+	(+)	+	(+)	+	+	+	+	+	+	11(13)
22	<i>C. nigra</i>			+	+	+			+	+		+		+	7
23	<i>C. nigripunctata</i>													+	1
24	<i>C. nigropedata</i>			+	+						+	+			4
25	<i>C. ochroleuca</i>			(+)	+	(+)		(+)	+		+	+		+	5(8)
26	<i>C. oregana</i>													+	1
27	<i>C. orientalis</i>								+						1
28	<i>C. pusilla</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	13
29	<i>C. pusiola</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	12
30	<i>C. resinicola</i>								+						1
31	<i>C. rubescens</i>				+	(+)	+	+	+		+	+	+	+	8(9)
32	<i>C. savonica</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	13

Продолжение табл. 7

№	Вид	Лесные ценозы в пределах флористических провинций													Общее число местонахождений
		1.1	1.2	1.3	1.4	1.5	1.6	2.1	3.1	3.2	3.3	4.1	5.1	6.1	
33	<i>C. sinensis</i>										+				1
34	<i>C. sitchensis</i>													+	1
35	<i>C. tibellii</i>										+				1
36	<i>C. transbaikalia</i>		+								+				2
37	<i>C. trassii</i>										+	+			2
38	<i>C. tsugae</i>													+	1
39	<i>C. ussuriensis</i>								+					(+)	1(2)
40	<i>C. vainioana</i>		+		+	(+)	+	+	+					(+)	5(7)
41	<i>C. vinosa</i>										+				1
42	<i>C. viridialba</i>	+	+	+	+	(+)	+	(+)	+	+			+	+	9 (11)
43	<i>C. viridireagens</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	13
44	<i>C. weiana</i>										+				1
45	<i>Mycocalicium albonigrum</i>							+					(+)		1(2)
46	<i>M. subtile</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	13
47	<i>Phaeocalicium betulinum</i>	(+)	+	+									(+)		2(4)
48	<i>P. compressulum</i>	+	+	+			+	(+)		(+)			(+)		4(7)
49	<i>P. curtisii</i>												+		1
50	<i>P. flabelliforme</i>			(+)									+		1(2)
51	<i>P. gracile</i>										+				1
52	<i>P. interruptum</i>	(+)		+										(+)	1(3)
53	<i>P. matthewsianum</i>												+		1
54	<i>P. minutissimum</i>												+		1
55	<i>P. pinaceum</i>		+	+											2
56	<i>P. polyporaеum</i>				+		+	(+)	+	+		+	+	+	7(8)
57	<i>P. populneum</i>		+	+		+	+	(+)		+		+	+	(+)	7(9)
58	<i>P. praecedens</i>	(+)				(+)	+							+	2(4)
59	<i>P. tibeticum</i>										+				1
60	<i>P. tremulicola</i>			(+)		(+)		(+)					+		1(4)
61	<i>Pyrgidium montelicum</i>				+				+		+	+			4
62	<i>Sphinctrina anglica</i>						+								1
63	<i>S. tubaeformis</i>				+								(+)		1(2)
64	<i>S. turbinata</i>		+	+	+	+	+	(+)	+	+			(+)	+	8(10)

Окончание табл. 7

№	Вид	Лесные ценозы в пределах флористических провинций														Общее число место- нахождений
		1.1	1.2	1.3	1.4	1.5	1.6	2.1	3.1	3.2	3.3	4.1	5.1	6.1		
65	<i>Stenocybe clavata</i>													+	1	
66	<i>S. flexuosa</i>			+										(+)	1(2)	
67	<i>S. major</i>		+	+		+	+	(+)					+		5(6)	
68	<i>S. montana</i>										+				1	
69	<i>S. pullatula</i>	(+)			+	+	+	+	+	+			(+)	(+)	6(9)	

Примечание. Цифрами обозначены флористические провинции в соответствии с их нумерацией в тексте. Знак (+) означает, что данный таксон не обнаружен в рассматриваемом регионе, но известен из флористической провинции, к которой принадлежит данный ценоз.

1.3. Охотско-Камчатская провинция. Хабаровский край. Верхне-Буреинский заповедник. Среднегодовая температура: -6°C , годовое количество осадков 600–800 мм (Заповедники СССР, 1987). Исследован лес на высоте 1000–1200 м над ур. м. [коллекторы: А. Микулин, А. Титов, 1989 г.], эдификаторами древостоя которого являются *Abies sibirica*, *Larix gmelinii* и *Picea ajanensis*. Кроме того, микокалициевые грибы найдены на *Betula* spp., *Sailx* spp. и *Populus tremula*. Обнаруженные виды микокалициевых грибов: *Chaenothecopsis asperopoda*, *C. consociata*, *C. debilis*, *C. haematopus*, *C. nana*, *C. nigra*, *C. nigropedata*, *C. pusilla*, *C. pusiola*, *C. savonica*, *C. viridialba*, *C. viridireagens*, *Mycocalicium subtile*, *Phaeocalicium betulinum*, *P. compressulum*, *P. interruptum*, *P. populneum*, *Sphinctrina turbinata*, *Stenocybe flexuosa*, *S. major* (LE). Эндемичный вид — *Phaeocalicium pinaceum* (эндемик Восточной Сибири).

1.4. Кавказская провинция. Северные склоны Главного Кавказского хребта. Кавказский биосферный заповедник. Среднегодовая температура: $+12...+14^{\circ}\text{C}$, годовое количество осадков 700–1200 мм (Заповедники СССР, 1990, Криворотов, 2001). Исследован участок леса на высоте 1000–1200 м над ур. м. [коллекторы: С. Криворотов, А. Титов, 1982, 1985, 1996, 2000 гг. (Titov, 1998)], эдификаторами древостоя которого являются *Abies nordmanniana* и *Fagus orientalis*, кроме того, здесь представлены *Acer trautvetteri*, *Picea orientalis*, *Carpinus betulus*, *Quercus* spp. и *Tilia caucasica*. Обнаруженные виды микокалициевых грибов: *Chaenothecopsis brevipes*, *C. consociata*, *C. debilis*, *C. golubkovaе*, *C. hospitans*, *C. nana*, *C. nigra*, *C. nigropedata*, *C. ochroleuca*, *C. pusilla*, *C. pusiola*, *C. rubescens*, *C. savonica*, *C. vainioana*, *C. viridialba*, *C. viridireagens*, *Mycocalicium subtile*, *Phaeocalicium polyporaeum*, *Pyrgidium montelicum*, *Sphinctrina turbinata*, *S. tubaeformis*, *Stenocybe pullatula* (KBAI, LE). Эндемичный вид — *Chaenothecopsis golubkovaе* (реликт третичных лесов, обитает также в кедрово-широколиственных лесах Дальнего Востока).

1.5. Центральноевропейская провинция. Республика Беларусь. Заповедно-охотничье хозяйство Беловежская пуца. Среднегодовая температура: $+2...+3^{\circ}\text{C}$, годовое количество осадков 800–900 мм (Заповедники СССР, 1989). Исследован участок леса на высоте 300–500 м над ур. м. [коллектор В. Голубков, 1980–1985 гг. (Голубков, Титов, 1990)], эдификаторами древостоя которого являются *Picea abies*, *Pinus sylvestris* и *Quercus robur*, кроме того, нередко экотопом для микокалициевых грибов являются виды *Acer*, *Carpinus* и *Fraxinus*. Обнаруженные виды микокалициевых грибов: *Chaenothecopsis consociata*, *C. debilis*, *C. epithallina*, *C. nigra*, *C. pusilla*, *C. pusiola*, *C. savonica*, *C. vainioana*, *C. viridireagens*, *Mycocalicium subtile*, *Phaeocalicium populneum*, *Sphinctrina turbinata*, *Stenocybe major*, *S. pullatula* (LE, MSK). Эндемичные виды отсутствуют.

1.6. Восточноевропейская провинция. Республика Коми. Печоро-Илычский заповедник. Среднегодовая температура: -1°C , годовое количество осадков 500–600 мм (Заповедники СССР, 1988; Херманссон, 1997). Исследован хвойно-мелколиственный лес (коллектор J. Hermansson, 1994), эдификаторами древостоя которого являются *Picea obovata*, *Pinus sylvestris* и *Abies sibirica*, экотопом для микокалициевых грибов являются также *Alnus fruticosa*, *A. incana*, *Betula* spp. и *Salix* spp. Обнаруженные виды микокалициевых грибов: *Chaenothecopsis consociata*, *C. epithallina*, *C. fennica*, *C. nana*, *C. pusilla*, *C. pusiola*, *C. savonica*, *C. vainioana*, *C. viridialba*, *C. viridireagens*, *Mycocalicium subtile*, *Phaeocalicium compressulum*, *P. polyporaeum*, *P. populneum*, *P. praecedens*, *Sphinctrina turbinata*, *Stenocybe pullatula*, *S. major* (LE, SYCO). Эндемичный вид — *Chaenothecopsis fennica* (эндемик Северной Европы).

2. Средиземноморская флористическая область

2.1. Крымско-Новороссийская провинция. Украина. Крым. Крымское заповедно-охотничье хозяйство. Среднегодовая температура: $+12^{\circ}\text{C}$, годовое количество осадков 400–500 мм (Заповедники СССР, 1987). Исследован участок леса на высоте 400–600 м над ур. м. [коллектор А. Титов, 1989 г. (Титов, 1998a)], эдификаторами древостоя которого являются *Quercus robur* и *Fagus orientalis*, кроме того, здесь представлены *Pinus sylvestris*, *Betula* spp., *Carpinus betulus*, *Alnus* sp. и *Populus tremula*. Обнаруженные виды микокалициевых грибов: *Chaenothecopsis consociata*, *C. debilis*, *C. pusilla*, *C. pusiola*, *C. rubescens*, *C. vainioana*, *C. viridireagens*, *Mycocalicium albonigrum*, *Mycocalicium subtile*, *Stenocybe pullatula* (LE). Эндемичные виды отсутствуют.

3. Восточноазиатская флористическая область

3.1. Маньчжурская провинция. Лазовский заповедник. Среднегодовая температура: 0°C , годовое количество осадков 750–850 мм (Заповедники СССР, 1985; Чабаненко, 1990). Исследован лес на высоте 300–500 м над ур. м. (коллекторы: L. Tibell, А. Титов, 1990, 1991 гг. (Titov, Tibell, 1993)), эдификатором древостоя которого является *Pinus koraiensis*. Кроме того, микокалициевые грибы найдены

на видах *Abies*, *Acer*, *Betula*, *Fraxinus*, *Picea*, *Populus*, *Quercus*, *Salix*, *Ulmus*. Обнаруженные виды микокалициевых грибов: *Chaenothecopsis amurensis*, *C. asperopoda*, *C. brevipes*, *C. consociata*, *C. debilis*, *C. dolichocephala*, *C. golubkovae*, *C. haematopus*, *C. irregularis*, *C. nana*, *C. nigra*, *C. ochroleuca*, *C. orientalis*, *C. pusilla*, *C. pusiola*, *C. resinicola*, *C. rubescens*, *C. tasmanica*, *C. ussuriensis*, *C. vainioana*, *C. viridialba*, *C. viridireagens*, *Mycocalicium subtile*, *Phaeocalicium polyporaеum*, *P. populneum*, *Sphinctrina turbinata*, *Stenocybe pullatula* (LE, UPS). Эндемичные виды: *Chaenothecopsis amurensis*, *C. dolichocephala*, *C. resinicola*, *C. ussuriensis* (эндемики кедрово-широколиственных лесов Дальнего Востока).

3.2. Сахалино-Хоккайдская провинция. Остров Кунашир. Курильский заповедник. Среднегодовая температура: 0 °С, годовое количество осадков около 1000 мм (Заповедники СССР, 1985). Исследован лес на высоте 50–250 м над ур. м. [(коллектор А. Титов, 1989 г. (Бредкина, Добрыш, Макарова, Титов, 1991; Титов, 1991а; Titov, Tibell, 1993)], эдификаторами древостоя которого являются *Abies sachalinensis* и *Picea glehnii*. Кроме того, микокалициевые грибы найдены на видах *Betula*, *Fraxinus*, *Populus*, *Quercus*, *Salix*. Обнаруженные виды микокалициевых грибов: *Chaenothecopsis asperopoda*, *C. consociata*, *C. debilis*, *C. dolichocephala*, *C. haematopus*, *C. irregularis*, *C. nana*, *C. nigra*, *C. pusilla*, *C. pusiola*, *C. viridialba*, *C. viridireagens*, *Mycocalicium subtile*, *Phaeocalicium polyporaеum*, *Sphinctrina turbinata*, *Stenocybe pullatula* (LE). Эндемичный вид — *Chaenothecopsis dolichocephala* (эндемик кедрово-широколиственных лесов Дальнего Востока).

3.3. Центральнокитайская провинция. Китай, Сычуань, гора Гонгга, заповедник Гонггашань. Среднегодовая температура: +5...+15 °С, годовое количество осадков около 2500 мм (Chen, Gao, Tang, Peng, 1993). Исследован лес на высоте 2500–3500 м над ур. м. (коллектор А. Титов, 1998, 1999 гг. (Titov, 2000, 2001)], эдификаторами древостоя которого являются *Abies farbi* и *Picea brachytyla*. Кроме того, микокалициевые грибы найдены на видах *Acer*, *Betula*, *Populus*, *Quercus*, *Salix*, *Tsuga*. Обнаруженные виды микокалициевых грибов: *Chaenothecopsis brevipes*, *C. consociata*, *C. debilis*, *C. formosa*, *C. golubkovae*, *C. haematopus*, *C. heterospora*, *C. himalayensis*, *C. irregularis*, *C. nana*, *C. nigropedata*, *C. ochroleuca*, *C. pusilla*, *C. pusiola*, *C. resinicola*, *C. rubescens*, *C. tasmanica*, *C. tibellii*, *C. transbaikalica*, *C. trassii*, *C. vinosa*, *C. viridialba*, *C. viridireagens*, *C. weiana*, *Mycocalicium subtile*, *Phaeocalicium tibeticum*, *Pyrgidium montellicum* (LE, L-HMAS). Эндемичные виды: *Chaenothecopsis eugenia*, *C. formosa*, *C. heterospora*, *C. sinensis*, *C. tibellii*, *C. vinosa*, *C. weiana*, *Phaeocalicium gracile*, *P. tibeticum* (эндемики Восточного Тибета).

4. Ирано-Туранская флористическая область

4.1. Гирканская провинция. Азербайджан. Талышские горы. Гирканский заповедник. Среднегодовая температура: +12...+14 °С, годовое количество осадков около 1000 мм (Заповедники СССР, 1990). Исследован лес на высоте 200–400 м над ур. м. [коллектор А. Титов, 1987 г. (Titov, 1998)], эдификатором древостоя которого является комплекс эндемичных широколиственных пород деревьев — *Acer*

vetulinum, *Gleditschia caspica*, *Parrotia persica*, *Quercus castaneifolia*, *Zelkova carpinifolia*. Кроме того, микокалициевые грибы найдены на *Betula*, *Carpinus*, *Populus*, *Quercus*, *Salix* spp. Обнаруженные виды микокалициевых грибов: *Chaenothecopsis brevipes*, *C. debilis*, *C. haematopus*, *C. himalayensis*, *C. hyrcana*, *C. nana*, *C. nigra*, *C. nigropedata*, *C. ochroleuca*, *C. pusilla*, *C. rubescens*, *C. trassii*, *C. viridireagens*, *Mycocalicium subtile*, *Phaeocalicium polyporaеum*, *Pyrgidium montellicum* (LE). Эндемичные виды: *Chaenothecopsis hyrcana* (эндемик Гирканской провинции), *C. trassii* (эндемик Ирано-Туранской флористической области).

5. Атлантическо-Североамериканская флористическая область

5.1. Аппалачская провинция. США, штат Мэн. Исследован участок смешанного леса [коллекторы L. Tibell, S. Selva, 1973–1994 (Tibell, 1975; Selva, 1988; 1994; Selva, Tibell, 1999)], эдификаторами древостоя которого являются *Abies balsamea*, *Picea rubens*, *Acer saccharum*, *Fagus grandifolia* и *Betula alleghaniensis*. Обнаруженные виды микокалициевых грибов: *Chaenothecopsis brevipes*, *C. consociata*, *C. nana*, *C. pusilla*, *C. pusiola*, *C. rubescens*, *C. savonica*, *C. viridialba*, *C. viridireagens*, *Mycocalicium subtile*, *Phaeocalicium betulinum*, *P. compressulum*, *P. curtisii*, *P. flabelliforme*, *P. minutissimum*, *P. matthewsianum*, *P. polyporaеum*, *P. populneum*, *Sphinctrina bermangana*, *S. turbinata*, *S. tubaeformis*, *Stenocybe pullatula*, *S. major* (UMFK, LE, UPS). Эндемичные виды: *Phaeocalicium curtisii*, *P. minutissimum*, *P. matthewsianum*, *Sphinctrina bermangana* (эндемики Атлантическо-Североамериканской области).

6. Флористическая область Скалистых гор

6.1. Провинция Скалистых гор. Канада, Британская Колумбия. Исследован лес на высоте 400–700 м над ур. м. [коллекторы: L. Tibell, 1974–1975 гг.; T. Goward, 1990–1996 гг.; J. Rikkinen, 1998 г. (Tibell, 1975; Goward, 1999; Peterson, Rikkinen, 1999; Rikkinen, 1999, 2003a, 2003b; Selva, Tibell, 1999)], эдификаторами древостоя которого являются *Abies balsamea*, *Tsuga heterophylla*, *Pseudotsuga mensiesii*, *Thuja plicata* и *Picea glauca*. Кроме того, микокалициевые грибы найдены на видах *Betula*, *Quercus*, *Salix*. Обнаруженные виды микокалициевых грибов: *Chaenothecopsis asperopoda*, *C. brevipes*, *C. consociata*, *C. debilis*, *C. edbergii*, *C. epithallina*, *C. exilis*, *C. haematopus*, *C. irregularis*, *C. montana*, *C. nana*, *C. nigra*, *C. nigripunctata*, *C. ochroleuca*, *C. oregana*, *C. pusilla*, *C. pusiola*, *C. rubescens*, *C. savonica*, *C. sitchensis*, *C. tasmanica*, *C. tsugae*, *C. viridialba*, *C. viridireagens*, *Mycocalicium subtile*, *Phaeocalicium polyporaеum*, *P. populneum*, *P. praecedens*, *Sphinctrina turbinata*, *Stenocybe clavata* (герб. Goward; H, UPS). Эндемичные виды: *Chaenothecopsis edbergii*, *C. montana*, *C. nigripunctata*, *C. oregana*, *C. sitchensis*, *C. tsugae*, *Stenocybe clavata* (эндемики Провинции Скалистых гор).

В табл. 7 перечислены все виды микокалициевых грибов, обитающие на рассматриваемых территориях. Многие из приведенных видов являются локальными

ми эндемиками (раздел 4.2.6). Если из этой группы выделить циркумполярно распространенные виды (табл. 6) и исключить виды, встречающиеся за пределами старовозрастных лесов (*Chaenothecopsis debilis*, *C. pusilla*, *C. savonica*, *Mycocalicium subtile*, *Stenocybe pullatula*), — получим список потенциальных видов-индикаторов экологической непрерывности лесных экосистем.

Согласно имеющимся у нас на настоящий момент сведениям, количественный состав микокалициевых грибов в конкретных старовозрастных лесах бореально-умеренной зоны Голарктики, аналогичных рассмотренным в табл. 7, составляет около 50 видов. Таким образом, степень изученности биоты микокалициевых грибов большинства рассмотренных лесных ценозов равна приблизительно 50%. Исходя из этого, в список «универсальных» для Голарктики видов-индикаторов экологической непрерывности старовозрастных лесов мы предлагаем включить все виды, встреченные в более чем 6 случаях, — *Chaenothecopsis brevipes*, *C. consociata*, *C. epithallina*, *C. haematopus*, *C. nana*, *C. ochroleuca*, *C. pusilla*, *C. rubescens*, *C. vainioana*, *C. viridialba*, *C. viridireagens*, *Phaeocalicium compressulum*, *P. polyporaеum*, *P. populneum*, *Sphinctrina turbinata*, *Stenocybe major*. Кроме перечисленных видов, этот список может быть дополнен более редкими, но также широко распространенными в Голарктике видами, как *Phaeocalicium betulinum*, *P. boreale*, *P. flabelliforme*, *P. interruptum*, *P. praecedens*, *P. tremulicola*, *Pyrgidium montelicum*, *Sphinctrina leucopoda*, *S. tubaeformis*, *Stenocybe flexuosa*.

Глава 4

ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВИДОВОГО СОСТАВА ГРИБОВ ПОРЯДКА MYCOCALICIALES

4.1. Географический анализ голарктических представителей порядка *Mycocaliciales* по принципу выделения элементов микобиоты

В данной главе предпринята попытка классифицировать ареалы микокалициевых грибов в соответствии с зональным принципом, широко применяемым в лихенологии в течение последних 50 лет (Оксер, 1944; Макаревич, 1963; Трасс, 1970; Голубкова, 1983; Седельникова, 1990; Макрый, 1990). Под географическим элементом микобиоты мы понимаем группу видов, обладающих сходными ареалами и совпадающими центрами массовости в пределах одной или нескольких растительно-климатических зон. На основании анализа географического распространения лишайников пор. *Mycocaliciales* на территории Голарктики относительно хорошо изученные ареалы обитающих здесь видов были объединены в 5 географических элементов: гипоарктомонтанный, бореальный, бореально-неморальный, аридный и тропический (табл. 8).

1. **Гипоарктомонтанный элемент** (рис. 13) объединяет виды, распространенные в Гипоарктике и в горах на границе леса. Единственным представителем этого элемента среди микокалициевых грибов является *Phaeocalicium compressulum*.

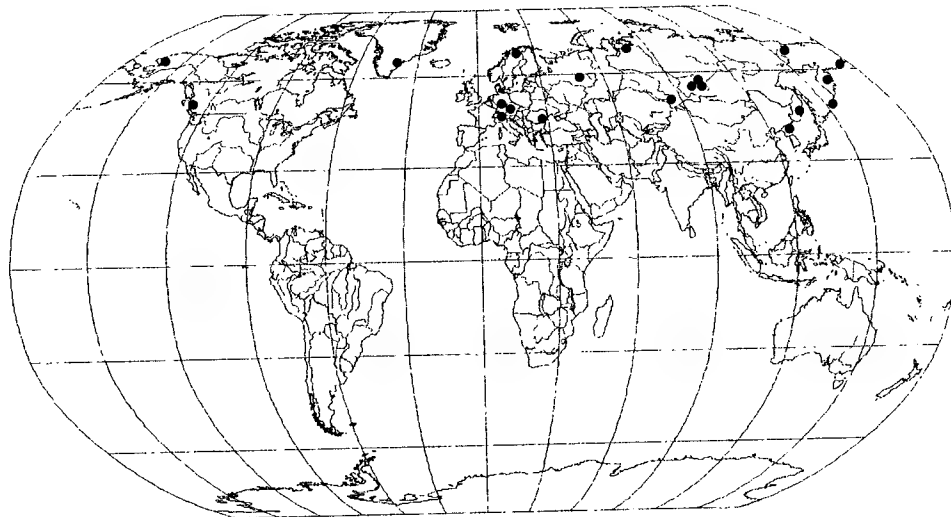
2. **Бореальный элемент** (рис. 14) объединяет виды, ареал которых связан с таежной зоной Голарктики: *Chaenothecopsis consociata*, *C. epithallina*, *C. fennica*, *C. viridialba*, *Phaeocalicium betulinum*, *P. boreale*, *P. flabelliforme*, *P. interruptum*, *P. pinaceum*, *Stenocybe flexuosa*, *S. major*.

3. **Бореально-неморальный элемент** (рис. 15) объединяет виды с азональными ареалами, распространение которых не связано с определенной растительно-климатической зоной. Как правило, эти виды широко распространены в лесной зоне Голарктики, нередко они встречаются в других флористических царствах в подходящих для себя условиях обитания, то есть в Голантарктике и в горных районах тропиков: *Chaenothecopsis asperopoda*, *C. brevipes*, *C. debilis*, *C. dolichocephala*, *C. exilis*, *C. golubkovae*, *C. haematopus*, *C. hospitans*, *C. irregularis*, *C. nana*,

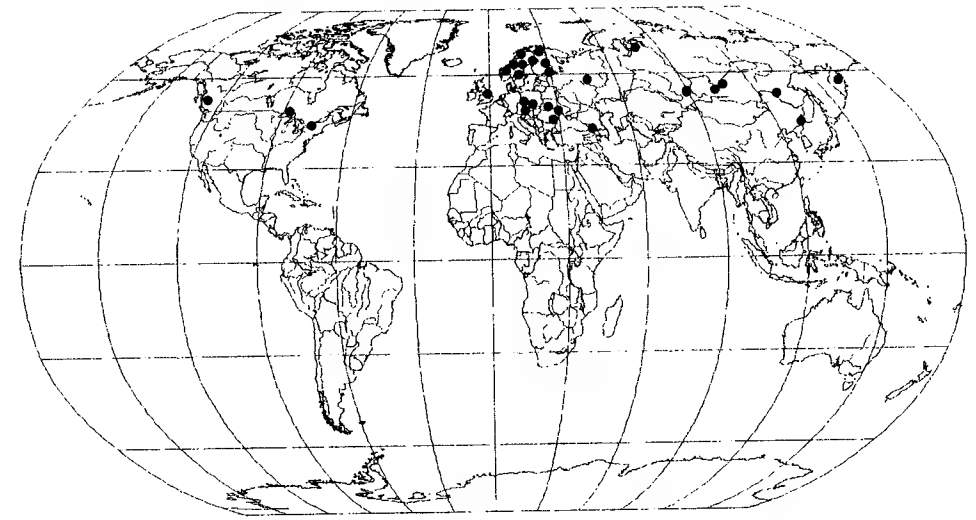
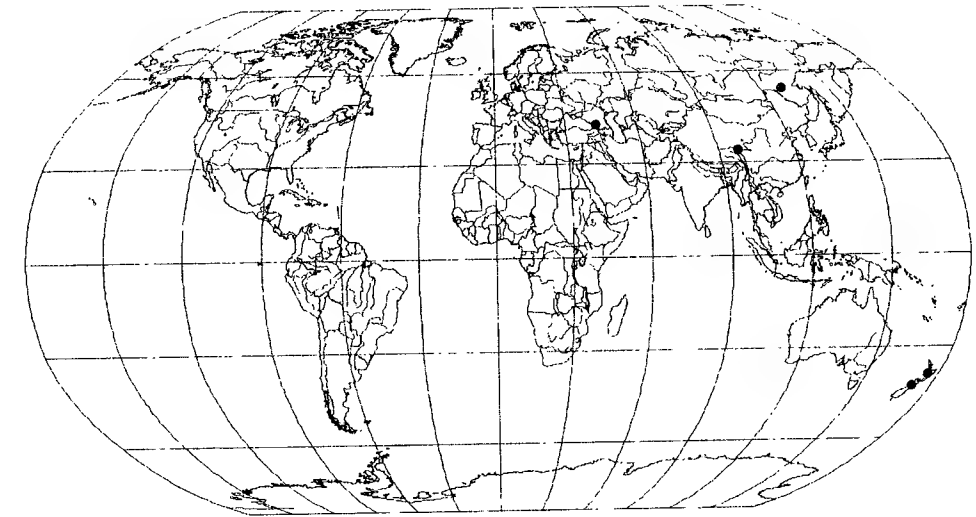
Таблица 8

Географические элементы микобиоты голарктических
представителей пор. *Mycocaliciales*

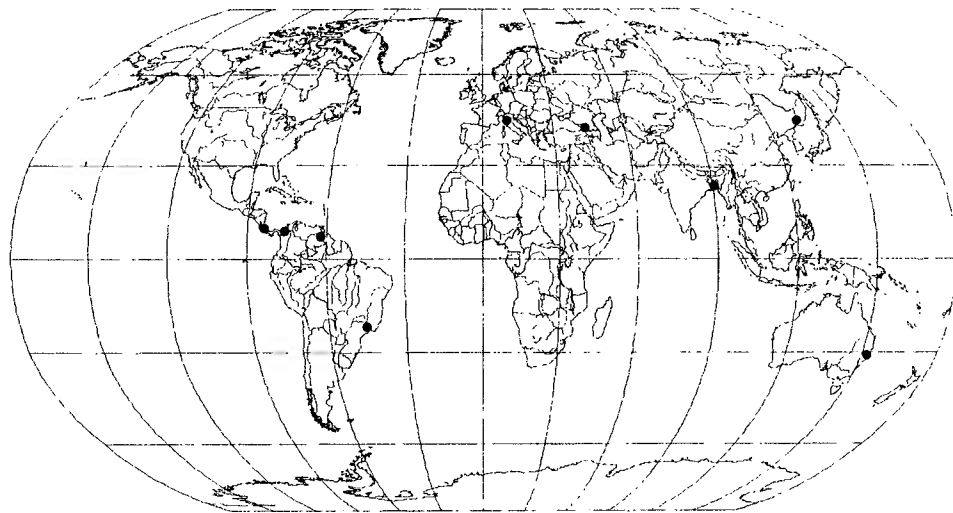
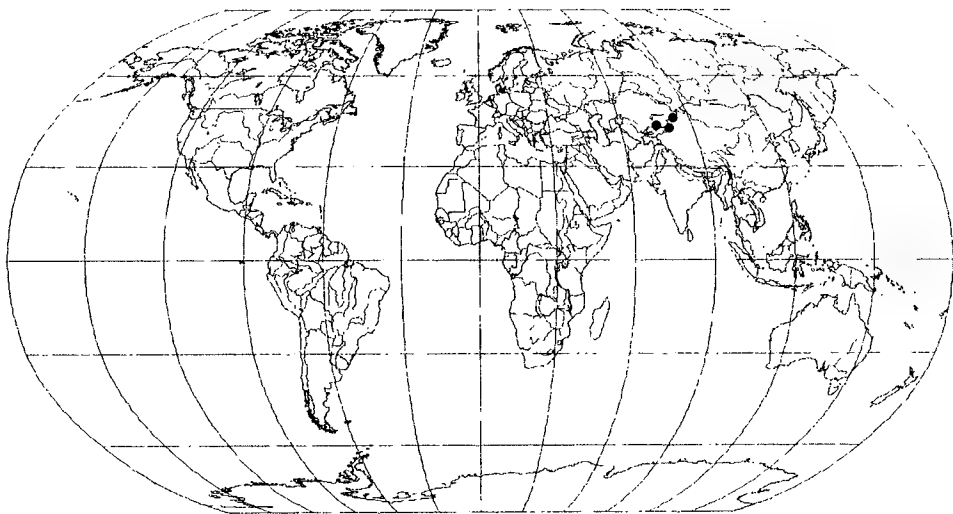
Географический элемент микобиоты	Число видов							Всего	% от общего числа видов
	<i>Chaenothecopsis</i>	<i>Mycocalicium</i>	<i>Phaeocalicium</i>	<i>Protocalicium</i>	<i>Pyrgidium</i>	<i>Sphinctrina</i>	<i>Stenocybe</i>		
Гипоарктомонтанный			1					1	1
Бореальный	4		5				2	11	11
Бореально-неморальный	23	2	4			4	2	35	35
Неморальный	3		3		1		1	8	8
Аридный			2				1	3	3
Тропический	6	3						9	9
Виды с невыясненным ареалом	21	3	3	1		3	2	33	33
Всего	57	8	18	1	1	7	8	100	100

Рис. 13. Распространение гипоарктомонтанного вида *Phaeocalicium compressulum*.

C. ochroleuca, *C. nigra*, *C. nigropedata*, *C. pusilla*, *C. pusiola*, *C. resinicola*, *C. rubescens*, *C. savonica*, *C. subparoica*, *C. tasmanica*, *C. transbaikalica*, *C. ussuriensis*, *C. viridireagens*, *Mycocalicium albonigrum*, *M. subtile*, *Phaeocalicium polyporaеum*, *P. populneum*, *P. praecedens*, *P. tremulicola*, *Sphinctrina anglica*, *S. leucopoda*, *S. tubaeformis*, *S. turbinata*, *Stenocybe clavata*, *S. pullatula*.

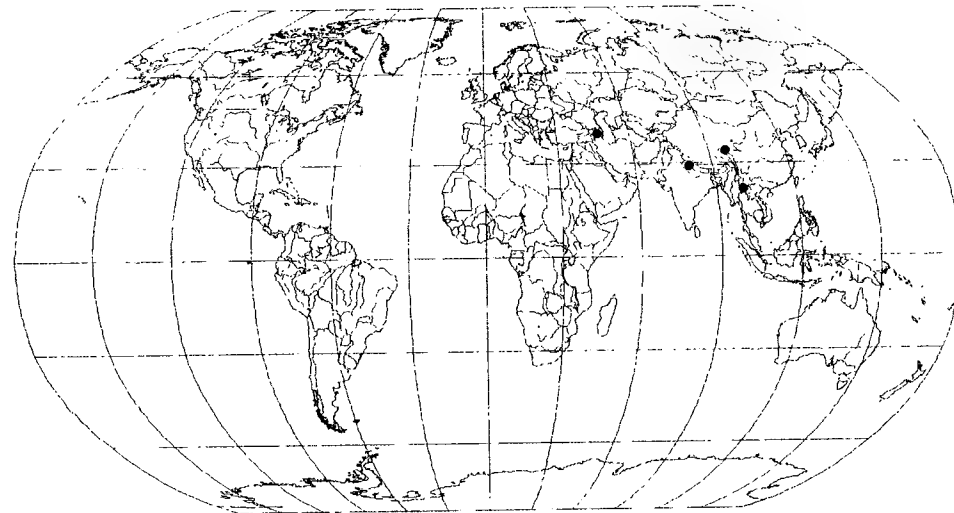
Рис. 14. Распространение бореального вида *Chaenothecopsis viridialba*.Рис. 15. Распространение бореально-неморального вида *Chaenothecopsis nigropedata*.

4. Ареалы видов **неморального элемента** (рис. 16) связаны с зоной широколиственных лесов, эти виды могут доходить до субтропических регионов Северного полушария, а также встречаться в широколиственных лесах умеренной зоны Южного полушария: *Chaenothecopsis amurensis*, *C. caucasica*, *C. vainioana*, *Phaeocalicium curtisii*, *P. matthewsianum*, *P. minutissimum*, *Pyrgidium montelicum*, *Stenocybe septata*.

Рис. 16. Распространение неморального вида *Pyrgidium montellicum*.Рис. 17. Распространение аридного вида *Phaeocalicium ahtii*.

5. Аридный элемент (рис. 17) включает виды, ареалы которых связаны с аридными областями: *Phaeocalicium ahtii*, *P. cercocarpicola*, *Stenocybe fragmenta*.

6. Тропический элемент (рис. 18) объединяет виды, обитающие в тропических и субтропических лесах. В Голарктике они встречаются на границе с тропиками: *Chaenothecopsis himalayensis*, *C. kalbii*, *C. pilosa*, *C. rubina*, *C. trassii*, *C. weiana*, *Mycocalicium americanum*, *M. ravenellii*, *M. victoriae*.

Рис. 18. Распространение субтропического вида *Chaenothecopsis himalayensis*.

Виды с неустановленной принадлежностью к определенному географическому элементу. Сюда включены недавно описанные виды и виды с неизученным ареалом: *Chaenothecopsis caespitosa*, *C. edbergii*, *C. eugenia*, *C. formosa*, *C. heterospora*, *C. hyrcana*, *C. leifiana*, *C. mediarossica*, *C. montana*, *C. nigripunctata*, *C. oregana*, *C. orientalis*, *C. rappii*, *C. retinens*, *C. rufescens*, *C. sinensis*, *C. sitchensis*, *C. tibellii*, *C. tsugae*, *C. tristis*, *C. vinosa*, *Mycocalicium fuscipes*, *M. llimonae*, *M. sequoiae*, *Phaeocalicium gracile*, *P. ornicolum*, *P. tibeticum*, *Protocalicium jaczevskii*, *Stenocybe bryophila*, *S. montana*, *Sphinctrina benmargana*, *S. pallidella*, *S. porrectula*.

Проведенный анализ показал, что лишь незначительная часть биоты микокалициевых грибов укладывается в вышеприведенную схему классификации ареалов. В первую очередь эта схема подходит к гипоарктомонтанному и бореальному геоэлементам, которые объединяют виды, распространенные в реально существующей зоне хвойных лесов, циркумполярно распространенных в Голарктике. В отечественной литературе в бореальном геоэлементе объединялись многие широко распространенные в зоне хвойных лесов виды микокалициевых грибов, такие как *Chaenothecopsis nana*, *C. pusilla*, *C. pusiola*, *C. savonica*, *C. viridireagens*, *Mycocalicium subtile* и др. Однако эти виды встречаются далеко за пределами Голарктики. Применение в данном случае термина «нотобореальный» нам представляется также неправомерным, так как в Южном полушарии нет растительных комплексов, близких к бореальной зоне Голарктики, а «близкие условия обитания» определяются прежде всего наличием подходящих микроклиматических условий, независимо от состава лесных ценозов.

По отношению к неморальному элементу возникают сложности уже потому, что широколиственные леса не формируют циркумполярного пояса в Голарктике.

ке, как хвойные леса. Традиционно в неморальный элемент часто объединяли узкоспециализированные виды, специфичные к определенным породам деревьев, такие как *Phaeocalicium populneum*, *P. tremulicola*, *Stenocybe septata* и др. Часто выводы о принадлежности того или иного вида к определенному геоэлементу основывались на данных о его распространении в исследуемом регионе, а не на информации о его полном ареале. В результате неморальными оказывались виды, широко распространенные в бореальной зоне.

Следуя общей логике классификации ареалов на зональной основе, мы пришли к необходимости идентификации бореально-неморального геоэлемента, к которому отнесены виды, широко распространенные в лесах умеренной зоны как Северного, так и Южного полушарий, причем эти виды обладают совершенно различными ареалами, и их объединение в один географический элемент является в большой степени формальным. Идентификация мультизонального элемента для лесных видов нам также представляется неправомерной.

Относительно четко выделяется небольшой по количеству видов тропический элемент, его представители часто встречаются в субтропических лесах, особенно в горах, где микроклимат более подходит для их обитания, чем микроклимат дождевых тропических лесов. Виды тропического географического элемента толерантны к высокой температуре окружающей среды, однако, в отличие от азональных видов, проникающих в тропики, настоящие тропические виды не были найдены за пределами субтропических лесов.

При классификации ареалов облигатных паразитов-консументов лишайников и узкоспециализированных сапрофитов-паразитов высших растений достаточно трудно придерживаться зонального принципа, поскольку характер ареалов этих видов определяется прежде всего наличием подходящего субстрата и микроклиматических условий, независимо от макроклиматических параметров.

Наконец, практически невозможно использовать рассмотренный выше принцип выделения элементов биоты при классификации небольших ареалов эндемичных видов, ареалов «океанических видов», ареалов редких, но крайне широко распространенных видов, с огромными дизъюнкциями, ареалов видов с «аномальным» распространением, не имеющим какого-либо логического объяснения.

Первоначально понятие «географический элемент флоры» было применено в хорологии высших растений, в большинстве имеющих гораздо более узкие и специфичные по отношению к климатическим зонам ареалы, однако и по отношению к высшим растениям методы классификации ареалов по принципу объединения их в географические элементы подвергаются критике. Применительно к микокалициевым грибам нам представляется более объективным использовать при классификации ареалов принципиальное деление всех видов на толерантные к высокой температуре тропические виды и виды холодно-умеренных широт. Последние, в свою очередь, можно разделить на виды, распространенные в умеренных широтах Северного полушария, виды, распространенные в умеренных широтах Южного полушария, и внетропические, или биполярные, виды. Сре-

Таблица 9
Географическое распространение видов грибов пор. *Mycocaliciales*

Географический элемент микобиоты	Число видов							Всего	% от общего числа видов
	<i>Chaenothecopsis</i>	<i>Mycocalicium</i>	<i>Phaeocalicium</i>	<i>Protocalicium</i>	<i>Pyrgidium</i>	<i>Sphinctrina</i>	<i>Stenocybe</i>		
Виды, распространенные только в умеренных широтах Северного полушария	41	3	18	1	1	4	7	75	65
Виды, распространенные только в умеренных широтах Южного полушария	6	1	2	–	–	–	1	10	9
Тропические и субтропические виды	4	7	–	–	–	–	–	11	9.5
Внетропические (биполярные) виды	10	1	–	–	–	3	1	15	13
Азональные виды	3	1	–	–	–	–	–	4	3.5
Всего	64	13	20	1	1	7	9	115	100

Таблица 10
Типы ареалов голарктических представителей пор. *Mycocaliciales*
(в скобках отмечено число видов, известных за пределами Голарктики)

Род \ Тип ареала	Циркумполярный	Европейский	Азиатский	Американский	Евразийский	Евро-американский	Азиатско-американский	Всего
	Число видов							
<i>Chaenothecopsis</i>	15(10)	5	19(2)	11(3)	3(1)	1	3	57
<i>Mycocalicium</i>	3(3)	1	-	4(2)	-	-	-	8
<i>Phaeocalicium</i>	8	1	4	4	1	-	-	18
<i>Protocalicium</i>			1					1
<i>Pyrgidium</i>	1(1)							1
<i>Sphinctrina</i>	3(3)	1		2		1		7
<i>Stenocybe</i>	3	1	1	2	1(1)	-		8
Всего	33	9	25	23	5	2	3	100
% от общего числа видов	33	9	25	23	5	2	3	100

ди микокалициевых имеется также несколько повсеместно распространенных «азональных» видов (табл. 9). В рамках этих крупных подразделений можно рассматривать все разнообразие типов ареалов микокалициевых грибов (табл. 10).

4.2. Ареалы видов

4.2.1. Виды, распространенные только в умеренных широтах Северного полушария (бореально-умеренная зона Голарктики)

Chaenothecopsis amurensis, *C. asperopoda*, *C. caespitosa*, *C. caucasica*, *C. consociata*, *C. dolichocephala*, *C. edbergii*, *C. epithallina*, *C. eugenia*, *C. exilis*, *C. fennica*, *C. formosa*, *C. golubkovae*, *C. heterospora*, *C. himalayensis*, *C. hospitans*, *C. hyrcana*, *C. irregularis*, *C. leifiana*, *C. mediarossica*, *C. montana*, *C. nigripunctata*, *C. ochroleuca*, *C. oregana*, *C. orientalis*, *C. rappii*, *C. resinicola*, *C. retinens*, *C. rubescens*, *C. sinensis*, *C. sitchensis*, *C. subparvica*, *C. tibellii*, *C. transbaikalica*, *C. trassii*, *C. tristis*, *C. tsugae*, *C. ussuriensis*, *C. vinosa*, *C. viridialba*, *C. weiana*, *Mycocalicium fuscipes*, *M. llimonae*, *M. sequoiae*, *Phaeocalicium ahtii*, *P. betulinum*, *P. boreale*, *P. cercocarpicola*, *P. compressulum*, *P. curtisii*, *P. flabelliforme*, *P. gracile*, *P. interruptum*, *P. matthewsianum*, *P. minutissimum*, *P. pinaceum*, *P. polyporaenum*, *P. populneum*, *P. ornicolum*, *P. praecedens*, *P. tibeticum*, *P. tremulicola*, *Protocalicium jacevskii*, *Sphinctrina anglica*, *S. benmargana*, *S. pallidella*, *S. porrectula*, *Stenocybe bryophila*, *S. clavata*, *S. flexuosa*, *S. fragmenta*, *S. major*, *S. montana*, *S. pullatula*.

Группа микокалициевых грибов, обитающих только в умеренной зоне Голарктики, наиболее многочисленна и представлена 75 видами, или 65% всех известных микокалициевых грибов (табл. 9). Вместе с субтропическими голарктическими видами, а также видами, выходящими за пределы Голарктики, общее количество известных в Голарктике видов равно 100, или 87% от всех известных видов (табл. 11). Причиной этого является максимальное, по сравнению с другими регионами, разнообразие природных комплексов, макро- и микроклиматических условий и экотопов в Голарктике, что создает благоприятные предпосылки для видообразования и распространения новых видов. Большинство голарктических видов (33%) имеют циркумполярное распространение (табл. 10; рис. 13, 14). Это такие виды, как *Chaenothecopsis consociata*, *C. epithallina*, *C. ochroleuca*, *C. rubescens*, *C. viridialba*, *Phaeocalicium betulinum*, *P. compressulum*, *P. flabelliforme*, *P. interruptum*, *P. polyporaenum*, *P. populneum*, *P. praecedens*, *P. tremulicola*, *Stenocybe flexuosa*, *S. major* и *S. pullatula*. Кроме того, циркумполярно в Голарктике распространены биполярные — *Chaenothecopsis brevipes*, *C. haematopus* (рис. 26), *C. nana*, *C. nigra*, *C. pusiola*, *C. vainioana*, *C. viridireagens* — и аazonальные виды — *C. debilis*, *C. pusilla*, *C. savonica*, *Mycocalicium albonigrum*, *M. subtile*.

Литературные данные свидетельствуют, что циркумлавроазиатское распространение характерно также для 70% голарктических лишайников (Ahti, 1977), большинства мхов и печеночников (Koronen, 1972; Schuster, 1983).

Таблица 11

Распределение микокалициевых грибов по флористическим царствам

Род	Число видов				
	Флористические царства				
	Голарктическое	Неотропическое	Палеотропическое	Австралийское	Голантарктическое
<i>Chaenothecopsis</i>	57	7	6	11	19
<i>Mycocalicium</i>	8	5	7	5	4
<i>Phaeocalicium</i>	18				2
<i>Protocalicium</i>	1				
<i>Pyrgidium</i>	1	1		1	
<i>Sphinctrina</i>	7	2	3	2	1
<i>Stenocybe</i>	8		1		1
Общее число видов	100	15	17	19	27
% от общего числа известных в мире видов	87	13	15	16.5	23.5

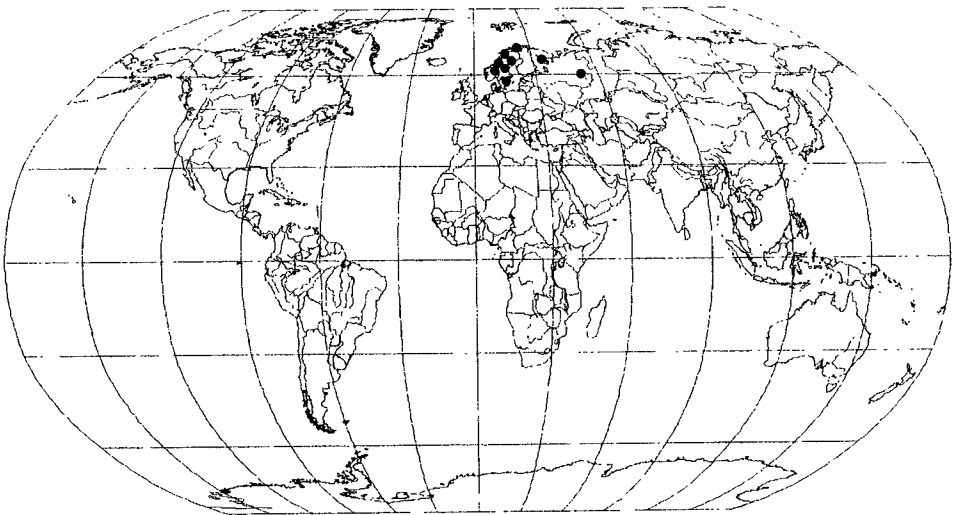


Рис. 19. Распространение европейского неозндемика *Chaenothecopsis fennica*.

Европейский тип ареала характерен для 9% видов (см. приложение). Большинство из них являются или недавно описанными видами (*Mycocalicium llimonae*, *Chaenothecopsis mediarossica*), или исчезающими видами (*Chaenothecopsis caespitosa*, *C. retinens*, *Sphinctrina porrectula*). Среди европейских видов есть эндемики. Так, на территории Северо-европейской провинции встречается неозндемик *Chaenothecopsis fennica* (рис. 19), только из Альп известен *Phaeocalicium ornicolum*, в приокеанических областях Европы обитает *Stenocybe bryophila*.

Азиатским типом ареала обладают 25 видов микокалицевых грибов Голарктики (25%). Большинство из них встречаются в Восточноазиатской флористической области, являющейся, по мнению Тахтаджяна (1970), центром происхождения и расселения цветковых растений. Только в Маньчжурской провинции встречаются эндемичные для кедрово-широколиственных лесов Дальнего Востока виды — *Chaenothecopsis amurensis*, *C. dolichocephala*, *C. resinicola*. Представителями микобиоты Центральнокитайской провинции, эндемичными для Сычуаньских гор и восточного Тибета, являются *Chaenothecopsis eugenia*, *C. formosa*, *C. heterospora*, *C. sinensis*, *C. tibellii*, *C. vinosa*, *Phaeocalicium gracile*, *P. tibeticum*, *Stenocybe montana* и субтропический вид — *Chaenothecopsis weiana*. Ряд азиатских видов имеет обширные дизъюнкции в ареалах. В Гирканской провинции Кавказа найдены субтропические виды *Chaenothecopsis hyrcana*, *C. himalayensis* и *C. trassii*, последние 2 вида встречаются также в субтропиках Юго-Восточной Азии (рис. 18).

Азиатским ареалом обладает единственный среди микокалицевых грибов эндемик Восточной Сибири — *Phaeocalicium pinaceum*, распространенный в Саянах, Забайкалье и на севере Дальнего Востока. Также азиатским ареалом обладают ирано-туранский эндемик — *Chaenothecopsis caucasica*, обитающий в реликтовых платановых лесах Закавказья, и центральноазиатский эндемик — *Phaeocalicium ahtii*, известный из Алтая и Тянь-Шаня (рис. 17).

Американский тип ареала характерен для 23 видов микокалицевых грибов (23%). Ареалы большинства американских видов расположены в Области Скалистых гор, где представлено наибольшее в мире разнообразие хвойных пород деревьев, являющихся идеальным субстратом для микокалицевых грибов. Только здесь встречаются *Chaenothecopsis edbergii*, *C. montana*, *C. nigripunctata*, *C. oregana*, *C. sitchensis*, *C. tsugae*, *Stenocybe clavata* и *S. fragmenta*. Значительно обогащена микобиота Северной Америки обитателями Аппалачской провинции Атлантическо-Североамериканской области — *Mycocalicium fuscipes*, *Phaeocalicium curtisii*, *P. matthewsianum*, *P. minutissimum*. На территорию Мадреанской области с юга проникают тропические и субтропические виды — *Chaenothecopsis kalbii*, *C. rubina*, *Mycocalicium ravenellii* и *M. americanum*. На западных склонах гор Сьерра-Невада в Калифорнии встречается узколокальный эндемик *M. sequoiae*, обитающий на экссудатах реликтового «мамонтова дерева» — *Sequoiadendron giganteum* (рис. 20).

Евро-азиатский тип ареала представлен только 5 видами микокалицевых грибов (см. приложение), все они с обширными сибирскими дизъюнкциями в ареалах. Так, широко распространенный в кедрово-широколиственных лесах Приморья *Chaenothecopsis golubkovae* имеет второй центр распространения на Кавказе, где он достаточно обильно произрастает по обеим сторонам Главного Кавказского хребта (рис. 21). *Phaeocalicium boreale* встречается в Скандинавии и на Камчатке. Биполярный вид — *Stenocybe septata* — известен из Западной Европы, Японии и юга Африки.

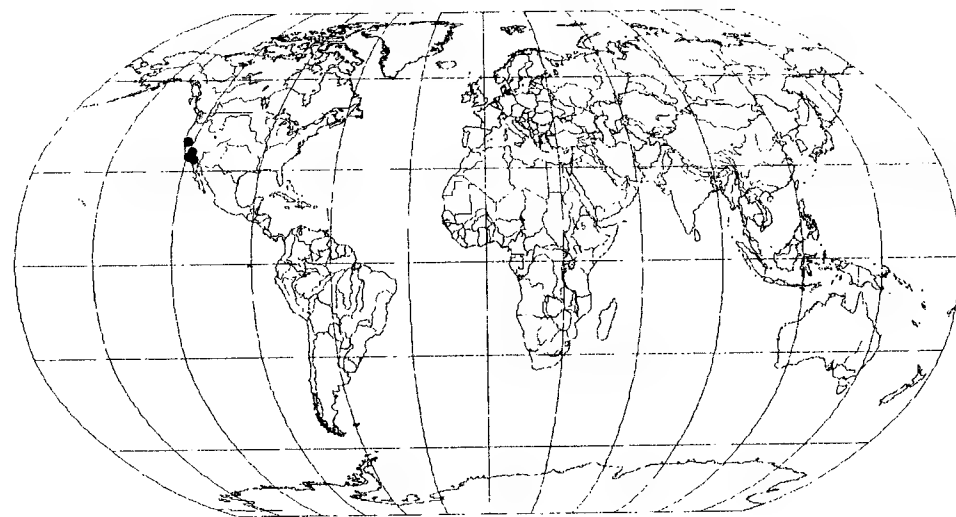


Рис. 20. Распространение американского вида *Mycocalicium sequoiae*.

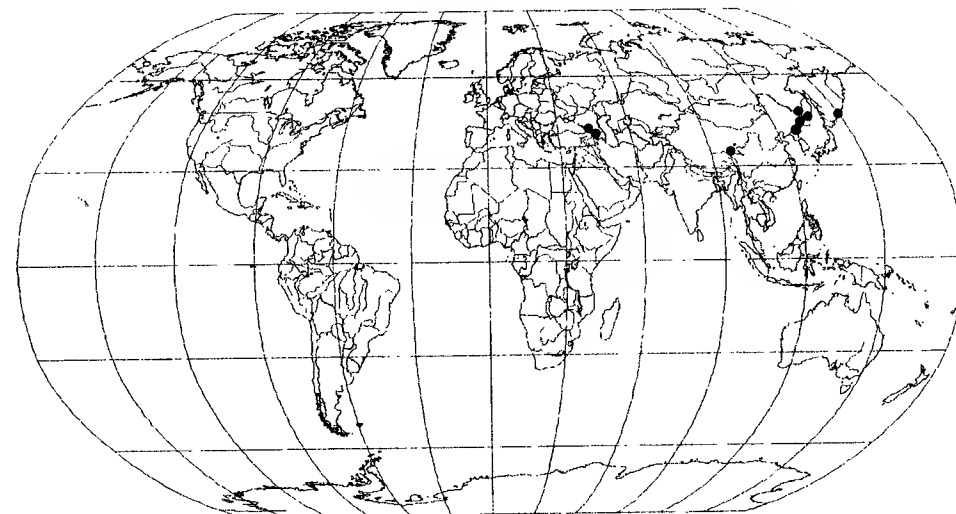
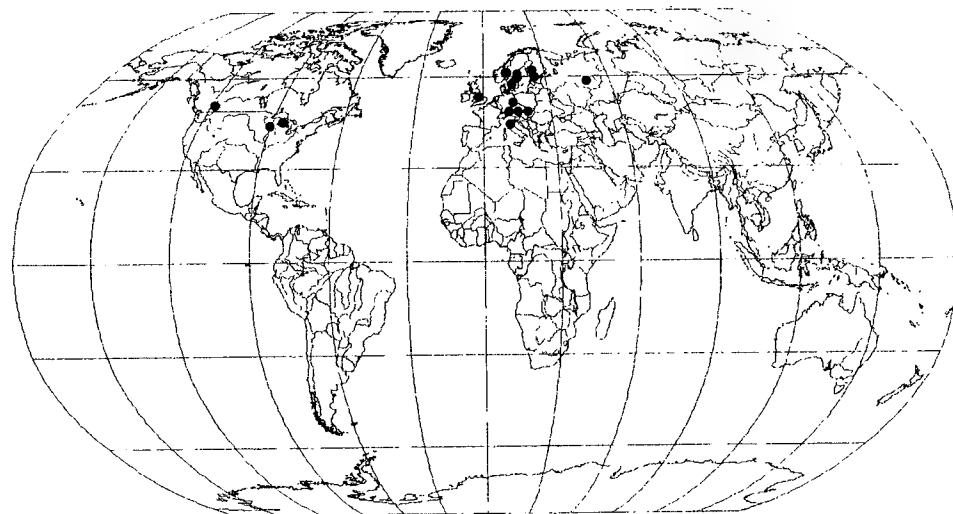
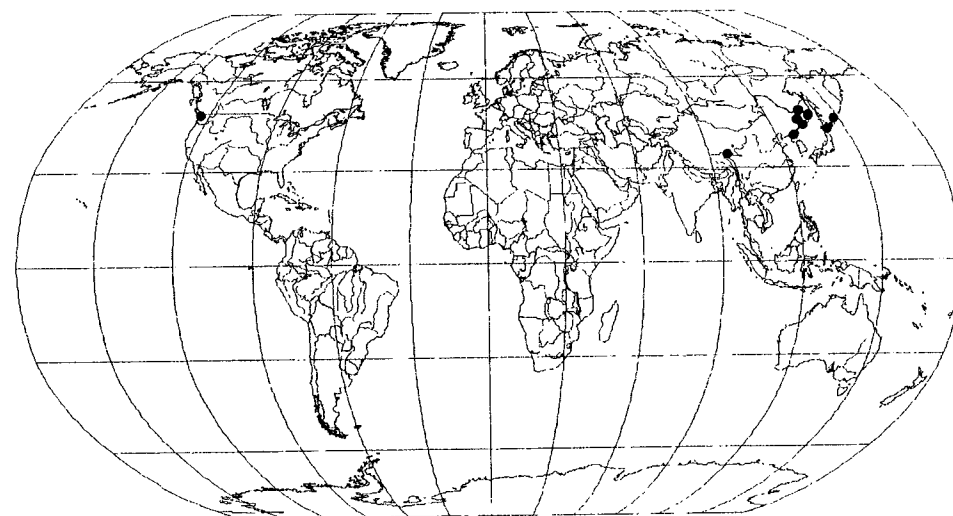


Рис. 21. Распространение евро-азиатского вида *Chaenothecopsis golubkovae*.

Евро-американский тип ареала представлен только 2 видами — *Chaenothecopsis subparvica* и *Sphinctrina anglica* (рис. 22).

Азиатско-американским типом ареала обладают 3 вида — *Chaenothecopsis asperopoda*, *C. irregularis* и *C. ussuriensis*. Эти виды распространены в Азии в Восточноазиатской флористической области, главным образом в Маньчжурской провинции, и в Области Скалистых гор в Северной Америке (рис. 23).

Рис. 22. Распространение евро-американского вида *Sphinctrina anglica*.Рис. 23. Распространение азиатско-американского вида *Chaenothecopsis irregularis*.

4.5.2. Виды, распространенные только в умеренных широтах Южного полушария (Голантарктика)

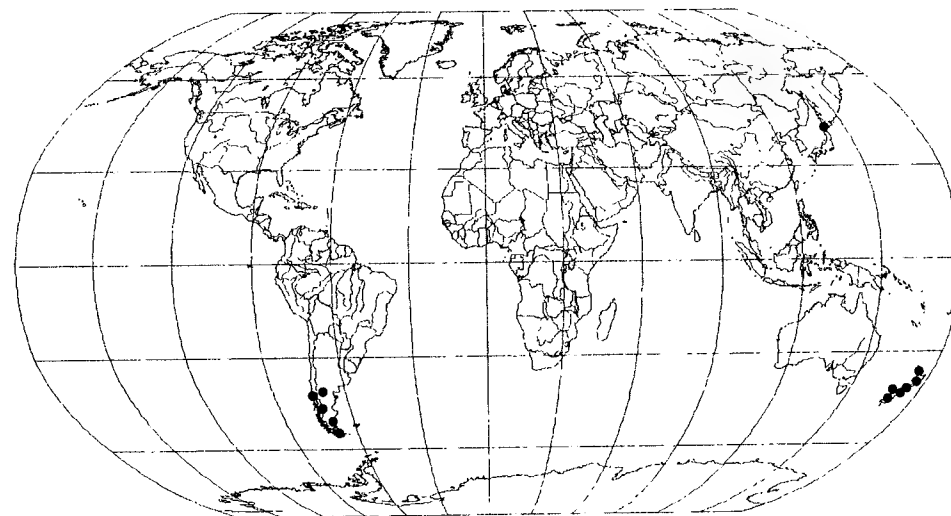
Эндемичными для Голантарктики являются 10 видов (9%) микокалициевых грибов (табл. 9). Из них только в умеренной Южной Америке встречаются *Chaenothecopsis arthoniae*, *C. australis*, *C. cinerea*, *C. lecanactidis*, *Mycocalicium anomalum* и *Phaeocalicium fuegensis*, в Новой Зеландии — *Chaenothecopsis sagenidii*, *C. schefflerae*, *Phaeocalicium asciiforme* и *Stenocybe bartlettii*. Общим для Новозеландской и Чилийско-Патагонской областей является *Chaenothecopsis sanguinea* (рис. 24), недавно обнаруженный в Японии (Tibell, Thor, 2003). Всего в Голантарктическом флористическом царстве обитает 27 видов микокалициевых грибов, то есть 23.5% от общего числа известных видов (табл. 11).

Относительная бедность видового состава в холодно-умеренных районах Южного полушария, вероятно, объясняется меньшим разнообразием факторов, способных стимулировать процессы видообразования (см. раздел 4.6).

4.5.3. Тропические и субтропические виды

Chaenothecopsis kalbii, *C. pilosa*, *C. nivea*, *C. rubina*, *Mycocalicium americanum*, *M. chaudcharii*, *M. fulvofuscum*, *M. rapax*, *M. ravenellii*, *M. victoriae*, *M. viscinicola*.

Среди лишайников представители многих родов широко распространены в тропическом поясе, например *Bacidia*, *Dirinaria*, *Graphis*, *Leptogium*, *Porina* и др., многие виды обладают пантропическим ареалом. Группа калициоидных грибов и лишайников также имеет много тропических родов: *Allophoron*, *Heterocyphelium*,

Рис. 24. Распространение голантарктического вида *Chaenothecopsis sanguinea*.

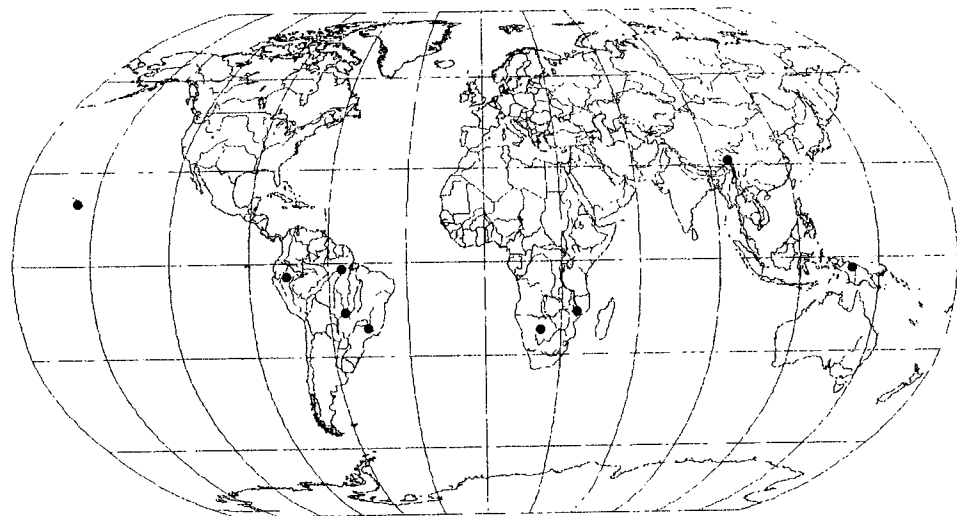


Рис. 25. Распространение тропического вида *Chaenothecopsis pilosa*.

Mazaediothecium, *Nadvornikia*, *Pyrgillus*, *Schistophoron*, *Tylophorella* и *Tylophoron*, — однако перечисленные таксоны филогенетически далеки от микокалицевых грибов. Микокалицевые грибы в целом характеризуются голарктико-голантарктическим распространением, и лишь отдельные их представители, толерантные к высокой температуре, такие как *Chaenothecopsis debilis*, *C. pusilla*, *C. savonica* и *Mycocalicium subtile*, встречаются в дождевых тропических лесах. Настоящие тропические виды микокалицевых являются узколокальными эндемиками, морфологически они значительно отличаются от других видов, и их отношение к порядку *Mycocaliciales* достаточно проблематично. Так, *Mycocalicium viscinicola* известен только из нескольких местообитаний в Эквадоре и Перу, где обитает на экссудатах семян *Tristerix longibracteatus*; *M. chaudcharii* встречается на застывшем соке *Mangifera indica* в тропической Индии; *M. rapax* известен только на юге Африки и *M. fulvofuscum* — в тропической Австралии. Известно 2 пантропических вида — *Chaenothecopsis kalbii* и *C. pilosa* (рис. 25). Широко распространены в тропиках и на границах Голарктики обитатели древесины деревьев — *Mycocalicium americanum*, *M. ravenellii* и *M. victoriae*.

Типичные представители микокалицевых грибов являются скорее субтропическими видами — *Chaenothecopsis himalayensis*, *C. nivea*, *C. rubina*, *C. trassii* и *C. weiana*. Ареалы этих видов имеют огромные дизъюнкции, возможно, пока они изучены недостаточно хорошо. Встречаясь в основном в листопадных и вечнозеленых лесах голарктико-голантарктических субтропиков, они проникают и в другие флористические царства, не опускаясь при этом ниже 1000 м над ур. м. *Chaenothecopsis himalayensis* и *C. trassii* встречаются в сухих субтропиках Гирканской провинции и влажных — Центральнокитайской провинции, ареалы этих

видов разделены центральноазиатской дизъюнкцией (рис. 18). Известный из неотропиков *C. rubina* недавно был обнаружен в Калифорнии на границе Мадреанской области и Голарктики (Peterson, Rikkinen, 1999). *C. weiana* пока известен только из западной Сычуани. Широко распространенный в Австралии *C. nivea* найден также в неотропиках (Колумбия — Tibell, 1996b).

4.5.4. Внетропические (биполярные) виды

Chaenothecopsis brevipes, *C. haematopus* (рис. 26), *C. nana*, *C. nigra*, *C. nigropedata*, *C. pusiola*, *C. sanguinea*, *C. tasmanica*, *C. vainioana*, *C. viridireagens*, *Mycocalicium albonigrum*, *Sphinctrina leucopoda*, *S. tubaeformis*, *S. turbinata*, *Stenocybe septata*.

Впервые о биполярных видах упоминает G.E. Du Rietz (1926, 1940), обнаруживший в высокогорном поясе Новой Зеландии арктоальпийские лишайники Северного полушария. С тех пор эта группа вызывает повышенный интерес в связи с проблемой возникновения ареалов с огромными дизъюнкциями (Окснер, 1944). До сих пор остается дискуссионным вопрос, являются ли такие ареалы остатками древних непрерывных ареалов, нарушенных в результате геологических и климатических перемен, или они возникли в результате дальнего переноса спор. Со времени разделения гипотетического материка Пангея на Лавразию и Гондвану прошло около 300 млн лет, за это время климатические условия на Земле менялись тысячи раз. Нам представляется маловероятным, что, оказавшись в условиях полной географической изоляции, разделенные популяции биполярных микокалицевых грибов совершенно не подверглись процессам дивергенции.

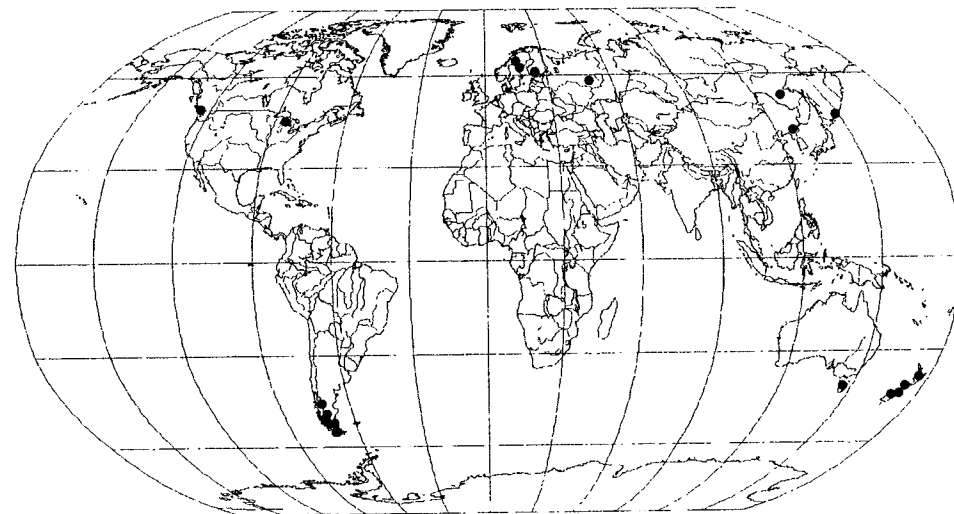


Рис. 26. Распространение биполярного вида *Chaenothecopsis haematopus*.

4.5.5. Азональные виды

Chaenothecopsis debilis, *C. pusilla*, *C. savonica*, *Mycocalicium subtile*.

К этой группе относятся относительно толерантные к высокой температуре виды, способные выживать в тропиках. Необходимо подчеркнуть, что данные виды способны лишь выдерживать условия тропиков, центрами же их распространения являются умеренные широты обоих полушарий, где почти все они обладают циркумполярными ареалами.

4.5.6. Эндемики

Большинство микокалициевых грибов, как показано выше, имеют очень широкие ареалы, однако и среди них имеется ряд видов с ограниченными ареалами (табл. 10).

По сравнению с высшими растениями, эндемизм у лишайников и грибов выражен в значительно меньшей степени (Окснер, 1944, 1946; Голубкова, 1983; Седельникова, 1990; Урбанавичус, 1998; и др.). Например, сильно изолированная территория Австралии обладает 80%-ным эндемизмом высших растений (Galloway, 1988, 1991), однако среди лишайников там пока найдено только 15% эндемиков (Tibell, 1994).

Под эндемичными видами в широком смысле, следуя Толмачеву (1974), мы понимаем виды, распространенные на ограниченной территории и, таким образом, являющиеся характерными для этой территории. Эндемичными можно называть даже виды, распространенные на территории целых флористических областей, однако в качестве эндемиков принято рассматривать виды с более ограниченными ареалами. При этом эндемизм может быть как реликтовый, так и прогрессивный (глава 4.3).

Причинами ограниченности ареалов могут быть как исторические события, климатические и тектонические изменения, так и многие другие — узкая специализация, географическая и экологическая изоляция.

В последнее время микокалициевые грибы изучались очень активно в самых различных регионах мира, что привело к изменению представлений о реальных ареалах многих видов, первоначально считавшихся эндемиками определенных территорий. Например, вид, считавшийся эндемиком Скандинавии — *Phaeocalicium interruptum* — был обнаружен в Северной Америке (Selva, Tibell, 1999) и на Камчатке (Кузнецова, Гимельбрант, Титов, 2004), «эндемики» Новой Зеландии — *Chaenothecopsis haematopus*, *C. nigropedata* — найдены в различных регионах Голарктики (Titov, Tibell, 1993; Titov, 1998), «эндемик» Западной Европы — *Stenocybe septata* — обнаружен на юге Африки (Tibell, 2000) и т.д. В настоящее время группа микокалициевых грибов достаточно хорошо изучена, для того чтобы утверждать, что локальные эндемики среди микокалициевых грибов представлены незначительным количеством. При этом необходимо отметить, что часть видов с

ограниченными ареалами недавно описаны и, возможно, будут найдены в других регионах.

Все узкоэндемичные виды Голарктики можно разделить на следующие группы:

1. Виды, ограниченный ареал которых связан с облигатной приуроченностью к редким породам растений-хозяев. Так, *Chaenothecopsis amurensis* обитает только на Дальнем Востоке в уссурийской тайге на коре *Phellodendron amurense*, ареал его связан с ареалом последнего. *Chaenothecopsis caucasica* встречается в реликтовых лесах Закавказья на коре *Platanus orientalis*. Последний вид является также географическим эндемиком, ареал которого ограничен каменистыми пустынями.

2. К предыдущей группе близка группа видов, ограниченный ареал которых связан с облигатной приуроченностью к редкому типу субстрата. *Chaenothecopsis resinicola* и *C. dolichocephala* встречаются на смоле *Pinus koraiensis* в уссурийской тайге; *Chaenothecopsis tsugae*, *C. edbergii*, *C. nigripunctata* и *C. sitchensis* — на смоле *Picea* spp. и *Tsuga heterophylla* на северо-западном побережье Северной Америки, в Британской Колумбии, Орегоне и Вашингтоне. Последние виды, возможно, являются также географическими эндемиками, ареал которых ограничен Областью Скалистых гор.

3. Климатические эндемики. Их распространение ограничено чувствительностью к уровню континентальности климата, среднегодовой температуре и влажности. К климатическим эндемикам можно отнести *Stenocybe bryophila* — вид, известный как паразит на печеночных мхах широко распространенных родов *Plagiochila* и *Frullania*, однако найденный только в приокеанических районах Западной Европы. *Phaeocalicium minutissimum* является облигатным сапрофитом-паразитом на веточках широко распространенного *Quercus rubra*, однако известен только в приокеанической области ограниченного региона северо-востока Северной Америки. Здесь же встречается *Phaeocalicium curtisii*, обитающий на *Rhus typhina*. Ксеромезофильный вид *Phaeocalicium ahtii* облигатно обитает на *Lonicera* spp., однако известен только из Центральной Азии. Ареал этого вида, вероятно, ограничен мезофильными лесами с севера и пустынями с юга. К этой же группе можно отнести известный только из влажных горно-субтропических лесов Сычуани *Chaenothecopsis weiana*, который встречается на коре *Betula* spp.

4. Географические эндемики распространены на географически изолированных территориях — в горах, на островах и т.д. К данной группе среди голарктических эндемиков можно отнести виды, обитающие в высокогорных пихтово-мелколиственных лесах восточного Тибета — *Chaenothecopsis eugenia*, *Phaeocalicium gracile* и *P. tibeticum*, — а также *Chaenothecopsis tibellii* и *C. vinosa*, встречающиеся в пихтово-мелколиственных лесах верхнего пояса восточных склонов Сычуаньских гор. Их распространение ограничено Тибетским плоскогорьем с северо-запада и субтропическими лесами с юго-востока.

5. Возможные исторические реликты. К этой группе относятся виды, «пережившие свой расцвет в прошлом, сократившие область своего распространения и находящиеся в некотором, более или менее легко обнаруживаемом противоре-

чий с современными условиями существования» (Вульф, 1941; Толмачев, 1974). К реликтам мы относим виды, морфологическая дифференциация которых зашла настолько далеко, что позволяет рассматривать их таксономический статус на уровне рода; при этом данные таксоны, как правило, являются монотипными или олиготипными. Формально включаемый в род *Mycocalicium* вид *M. sequoiae* по своим анатомо-морфологическим характеристикам значительно отличается от других представителей порядка *Mycocaliciales*, его ареал связан облигатно с *Sequoiadendron giganteum* и *Sequoia sempervirens*, эдификаторами третичных лесов, сохранившимися только в горах Сьерра-Невада в Калифорнии. Известный только из Западного Кавказа *Protocalicium jaczewskii* также не имеет ни одного близкородственного вида. К этой же группе, вероятно, можно отнести исчезающий эндемик Великобритании — *Chaenothecopsis caespitosa*. Насколько же сильно дивергировавшими от других представителей микокалициевых грибов, как *Mycocalicium sequoiae* и *Protocalicium jaczewskii*, из известных в мире видов являются только эндемик тропической Индии *Mycocalicium chaudharii* и эндемик юго-западной Австралии *Mycocalicium fulvofuscum*. Возможно, что их сходство с другими микокалициевыми грибами является конвергентным.

6. Неоэндемики, или прогрессирующие эндемики. К этой группе с большой долей вероятности можно отнести *Chaenothecopsis fennica*, эндемичный для Северо-европейской провинции Бореальной области, где он обитает на территории, еще в плейстоцене занятой ледниками. Имея вполне узнаваемый габитус, *C. fennica* близок к повсеместно распространенному комплексу видов *C. pusilla*, с которым он явно монофилетичен. Описанный совсем недавно (Laurila, 1940), *C. fennica* в настоящее время найден во многих районах Фенноскандии, где он встречается в изобилии на древесине *Picea abies* (Tibell, 1978с, 1999; Гимельбрант, Мусякова, Титов, 2001а, 2001б), обнаружен также в Республике Коми (Херманссон, 1997; Пыстина, 2001).

4.6. Общая стратегия распространения микокалициевых грибов, возможные центры их происхождения и расселения

При отсутствии палеобиологических данных, единственным способом определить возможные центры происхождения и пути распространения различных организмов является сопоставление данных об их биологии и современном распространении с научно подтвержденными данными о геологическом и климатическом прошлом нашей планеты.

Как показано выше (табл. 11), в современный период микокалициевые грибы имеют главным образом голарктико-голантарктическое распространение, при этом 100 из 115 известных в мире видов, или 87%, встречаются в Голарктике и 27 видов известны в Голантарктике; 19 видов найдены в Австралии, 17 и 15 —

в палео- и неотропиках соответственно. Учитывая особенности экологии микокалициевых грибов (глава 3), данный факт вполне объясним. В тропическом поясе среднегодовая температура слишком высока для выживания микокалициевых грибов, лишь некоторые, достаточно толерантные к высокой температуре голарктические виды обнаружены в тропиках.

Лесные районы палео- и неотропиков представлены в основном дождевыми тропическими лесами, не подходящими для обитания большинства микокалициевых. Относительная бедность видового состава микокалициевых грибов холодно-умеренных районов Южного полушария объясняется гораздо меньшим разнообразием там факторов (природных условий), способных стимулировать процессы видообразования. Территории южнее тропиков, то есть 40° ю.ш., в основном заняты океаном. Лишь в Южных Андах, в Тасмании и Новой Зеландии имеются леса, подходящие для обитания микокалициевых. Эти леса образованы в основном видами *Nothofagus* (Тахтаджян, 1974) и являются значительно менее разнообразными, чем леса Голарктики, чем, вероятно, и объясняется значительно меньшее количество видов в Голантарктике по сравнению с Голарктикой.

К настоящему времени в мире известно 64 вида рода *Chaenothecopsis*, из которых в Голарктике известно 57 видов, в Голантарктике — 19 видов, в Австралии — 11 видов, в нео- и палеотропиках — по 7 и 6 видов соответственно.

Практически все представители родов *Phaeocalicium* и *Stenocybe* распространены только на территории лесной зоны холодно-умеренных областей Голарктики. Лишь 2 вида *Phaeocalicium* (*P. asciiforme* эндемичен для Австралии, *P. fuegensis* — для Южной Америки) и 2 вида *Stenocybe* (*S. bartlettii* эндемичен для Новой Зеландии, *S. septata* обнаружен в Южной Африке) известны за пределами Голарктики. Большую толерантность к высокой температуре проявляют виды *Mycocalicium*, часть которых является узколокальными эндемиками тропических регионов.

Все виды сем. *Sphinctrinaceae* обитают в Голарктике, только 3 вида рода *Sphinctrina* известны за ее пределами.

Согласно геологическим данным (И.А. Титов, 1952; Тахтаджян, 1978; Геологический словарь, 1978), начавшийся в позднем мелу распад Гондваны в эоцене — олигоцене (около 40 млн лет назад) закончился полным отделением Южной Америки. К миоцену (около 20 млн лет назад) современное положение заняла Новая Зеландия. Во время плейстоценовых оледенений большая часть территории Голантарктики была покрыта ледником, тем не менее, современные и палеоботанические данные свидетельствуют о многочисленных флорогенетических связях бывших элементов Гондваны, сохранившихся в Голантарктике. Этого нельзя сказать о микокалициевых грибах.

По общепринятым представлениям (Вульф, 1944; Криштофович, 1957; Бардунов, 1963; Попов, 1963; Толмачев, 1970, 1974), высокий уровень эндемизма (особенно на родовом уровне) говорит о реликтовости флоры; в то же время, высокий уровень видового разнообразия свидетельствует в пользу молодости фло-

ры (в нашем случае биоты). В Голантарктике известно 10 эндемичных видов микокалициевых грибов, однако ни один из них не найден одновременно в Новой Зеландии и Южной Америке. Это говорит о том, что они, вероятно, не являются реликтовыми. Большинство видов, до недавнего времени считавшихся эндемиками Новой Зеландии (*Chaenothecopsis brevipes*, *C. haematopus*, *C. nigra*, *C. nigropedata*, *C. tasmanica*), оказались широко распространенными в Голарктике. Виды, специфичные для Южной Америки, описаны лишь недавно (Tibell, 1998с). Большинство обитающих в Голантарктике видов являются биполярными, с огромными дизъюнкциями в ареалах, основная часть их ареалов находится в Северном полушарии. Это дает основание полагать, что биота микокалициевых грибов Голантарктики имеет аллохтонное происхождение.

Причины возникновения широких дизъюнктивных ареалов (в частности, у лишенизированных аскомицетов) до сих пор активно дискутируются. Многие авторы поддерживают идею о возможности дальнего переноса пропагул (Galloway, 1979, 1981, 1987, 1988; Jorgensen, 1983; Tibell, 1994), другие (Culberson, 1972; Scheard, 1977; Sipman, 1983; Tehler, 1983; Stevens, 1991; Karnefelt, 1990, 1991; Thomson, 1995) рассматривают широкие ареалы в понятиях викарирования, при этом отсутствие дивергенции при перемещении видов в новые условия часто объясняется низкими скоростями эволюции у лишенизированных грибов.

Дизъюнкции в ареалах древних организмов, каковыми считаются грибы и лишайники, после опубликования в 1912 г. гипотезы Вегенера часто объясняются с точки зрения теории тектонического движения литосферных плит, приводящего к перемещению материков. С конца палеозоя (предположительное время распада Пангеи) в процессе глиптогенеза земной коры неоднократно возникали горы, впоследствии разрушавшиеся в результате эпейрогенетического опускания коры и трансгрессии морей. За это время климат на Земле менялся тысячи раз, однако это происходило в течение миллионов лет, что вполне позволяло живым организмам перемещаться вслед за меняющимися условиями. У высших растений этот процесс часто приводил к возникновению викарирующих видов, у, возможно, более эволюционно консервативных низших организмов такие климатические катастрофы приводили к образованию дизъюнктивных ареалов.

Что касается микокалициевых грибов, проследить какие-либо связи их современного распространения (ареалов) с геологическим прошлым Земли в доплейстоценовое время не представляется возможным. Максимальное видовое разнообразие представителей микокалициевых наблюдается в лесах Юго-Восточной Азии и в Области Скалистых гор, наиболее молодых горных систем, сформировавшихся к концу плейстоцена в результате Альпийской геологической революции (Титов, 1952). Наличие большинства эндемиков в этих регионах свидетельствует в пользу того, что они являются основными центрами видообразования микокалициевых грибов. Наличие общих видов между северо-западом Америки и Дальним Востоком (*Chaenothecopsis asperopoda*, *C. irregularis*, *C. ussuriensis*) более вероятно говорит о возможности дальнего переноса пропагул в современное

время, чем о реликтовости ареалов этих видов. Большинство общих для бывшей территории Лавразии таксонов представлено видами группы *Chaenothecopsis pusilla*, а также родов *Phaeocalicium* и *Stenocybe*, являющимися широко распространенными в мире и, вероятно, филогенетически молодыми видами.

Среди биоты микокалициевых Северной Америки и Европы отсутствуют общие регрессирующие виды с ограниченными ареалами, которые могли бы рассматриваться как реликты Лавразии.

Распространение микокалициевых грибов как лесной группы тесно связано с определенным типом растительности и конкретным субстратом. Смена растительности в результате климатических перемен или исчезновение определенного субстрата, вероятно, приводили к вымиранию одних видов и возникновению других. Сохранившиеся виды, такие как *Chaenothecopsis caespitosa* и *C. retinens* в Европе, *Mycocalicium sequoiae* в Северной Америке, вероятно, являются реликтами мезофильных третичных лесов, возрастом не более 15–20 млн лет.

Есть данные о том, что ископаемые остатки низших растений и грибов сохранились со времени палеозоя (Титов, 1952; Трасс, 1977; Голубкова, 1993; Каратыгин, 1993). По мнению И.В. Каратыгина (1993), первыми фотобионтами лишенизированных грибов могли быть цианобактерии, возникшие еще в докембрии. Что касается микокалициевых грибов, то первая и пока единственная находка предположительно микокалициевого гриба — *Chaenothecopsis bitterfeldensis* (Rikinen, Poinar, 2000) — относится к периоду между эоценом и олигоценом (22 млн лет). Что-либо сказать о его близости к современным видам не представляется возможным. Поэтому рассматривать возможные варианты возникновения широких, в том числе и дизъюнктивных, ареалов возможно только на основании имеющихся в настоящее время данных.

Принято считать, что лишайники отличаются очень медленными темпами морфологической дифференциации и низкой скоростью роста талломов. Что касается калиционидных грибов и лишайников, у нас есть несколько наблюдений того, что и скорость роста, и скорость распространения были достаточно высоки.

Например, на слоевище лишенизированного калиционидного лишайника *Chaenotheca chrysocephala*, повсеместно распространенного в Голарктике, обитает описанный относительно недавно (Nádvořník, 1942a) микокалициевый гриб *Chaenothecopsis consociata*. *Chaenotheca chrysocephala* имеет весьма яркий габитус и активно собирался последние 200 лет. В настоящее время *Chaenothecopsis consociata* нередок в лесах Голарктики, однако в гербариях, среди образцов *Chaenotheca chrysocephala*, собранных в XIX веке, не обнаружено ни одного экземпляра с апотециями *Chaenothecopsis consociata*. Таким образом, последний вид получил широкое распространение в Северном полушарии буквально на глазах двух поколений. Здесь можно отметить, что с такой же скоростью отдельные виды исчезли и остались только в гербариях (глава 4.4).

Рассматривая вопрос о скорости видообразования микокалициевых грибов, можно привести в пример явно монофилетичную группу видов *Phaeocalicium* —

Stenocybe, циркумполярно распространенную в холодно-умеренных регионах Голарктики. Маловероятно, что эти грибы сохранились здесь во время неоднократных трансгрессий ледника в плейстоцене (Марков и др., 1968; Буданцев, 1983), тем более со времени более ранних исторических эпох. Наоборот, относительно большое многообразие крайне близких видов *Phaeocalicium* – *Stenocybe* является характерным примером симпатрического видообразования.

Об активном видообразовании в послеледниковый период на территории севера Голарктики свидетельствует еще один пример. В результате дивергенции от одного из видов повсеместно распространенного комплекса *Chaenothecopsis pusilla* образовался вид *C. fennica*, эндемичный для Североевропейской провинции — региона, где даже среди высших растений не много эндемичных видов и совсем нет эндемичных родов.

Виды с ограниченными ареалами, как показано в разделе 4.5.6, являются облигатно приуроченными к редким породам растений-хозяев, обитают на редких типах субстрата, являются климатическими, географическими эндемиками или историческими реликтами.

В связи с дискуссией о возникновении дизъюнктивных ареалов, спорным остается вопрос о том, возможен ли перенос диаспор грибов на большие расстояния, и если возможен, то каким способом. Теоретически это возможно только с помощью морских течений, ветра, насекомых, а также в результате человеческой деятельности. Г.П. Урбанавичюс (1999) считает, что при распространении лишенизированных грибов только соредии имеют максимальную эффективность, отрицая возможность распространения с помощью аскоспор. R.M. Schuster (1983) утверждает, что споры до 10 мкм могут переноситься ветром на 10–12 тысяч километров. У микокалициевых грибов нет вегетативных пропагул, конидии, как правило, прозрачные и могут разрушаться ультрафиолетовыми лучами, а также подвергаться пересыханию (Tibell, 1994). Споры же, наоборот, всегда пигментированные, с толстой оболочкой. У всех биполярных видов споры мелкие. Если для сравнения взять виды с крупными спорами (*Stenocybe clavata*, *S. bryophila*, *S. septata* и др.), их ареалы окажутся, как правило, небольшими.

В пользу возможности распространения микокалициевых грибов на большие расстояния говорят дизъюнктивные ареалы крайне близких видов. Например, один из представителей рода *Phaeocalicium* — новозеландский *P. asciiforme* — абсолютно не отличается от голарктического *P. flabelliforme*. Даже если предположить низкую скорость дивергенции у грибов, трудно представить, что один и тот же вид абсолютно не изменился за 200 млн лет, оказавшись в совершенно различных условиях окружающей среды.

Вероятнее всего, возникновение дизъюнктивных ареалов происходило двумя возможными путями: путем дальнего переноса пропагул у прогрессирующих видов и путем сокращения широких ареалов регрессирующих или вымирающих видов.

Говорить о центрах происхождения микокалициевых грибов можно только предположительно, исходя из их современного распространения. Наличие палео-

ботанического материала по высшим растениям позволяет достоверно говорить, что существующие в настоящее время реликты, например *Ginkgo*, существовали еще до распада гипотетической Пангеи, то есть около 250 млн лет назад (Самылина, 1978). Среди сохранившихся реликтов микокалициевых грибов остались только узколокальные эндемики с единственным известным местообитанием, причем подавляющее большинство их — на территории бывшей Лавразии. Что-либо сказать об их возрасте не представляется возможным, кроме того, что они имеют лавразиатское происхождение. Максимальное видовое разнообразие и максимально развитый эндемизм в Голарктике характерны для горных регионов Юго-Восточной Азии. Интересно отметить, что центр происхождения и расселения цветковых растений находится согласно, Тахтаджяну (1970), в этом же регионе. Другие центры видового разнообразия микокалициевых грибов находятся в Области Скалистых гор и в Маньчжурии.

Таким образом, из всего сказанного можно сделать вывод о том, что микокалициевые грибы в филогенетическом отношении — группа гетерогенная. Она объединяет относительно молодой комплекс видов *Phaeocalicium* – *Stenocybe*, возникший и распространившийся в холодно-умеренных регионах Голарктики не ранее плейстоцена; за этот же период могли распространиться биполярные виды группы *Chaenothecopsis pusilla*. В то же время, порядок *Mycocaliciales* включает ряд филогенетически далеких от основной группы видов реликтов третичных мезофильных лесов, возраст которых определить не представляется возможным. Основным центром видообразования микокалициевых грибов являются горные леса северотихоокеанского региона.

4.7. Редкие, исчезающие и нуждающиеся в охране виды

Микокалициевые грибы, как и все калициоидные грибы и лишайники, являются сравнительно уязвимой группой организмов, поскольку они обитают в лесных ценозах, а последние, в свою очередь, наиболее подвержены нарушениям вследствие человеческой деятельности, а также других факторов, таких как пожары и т.д.

Вопросам охраны природы стали придавать принципиальное значение практически только в XX веке. В первую очередь это проявилось в виде организации сети охраняемых территорий — национальных парков, заказников и заповедников.

В связи с особенностями экологии микокалициевых грибов и трудностью их обнаружения в природе, а также с отсутствием исторических данных о состоянии популяций очень многих видов, часто нелегко определить, чем обусловлена «редкость» таксона — угнетенным состоянием популяции или неполнотой имеющихся данных. Значительная часть территории Голарктики все еще недостаточно исследована в отношении микокалициевых грибов, тем не менее, в отношении большинства таксонов уже сейчас можно сделать вполне определенные выводы.

Крайне быстрое сокращение численности и ареала многих видов стало причиной создания «Красных книг». Что касается низших растений и грибов, в «Красные книги» в первую очередь включали относительно крупные организмы, среди лишайников это листоватые и кустистые формы (Красная книга СССР, 1984; Красная книга РСФСР, 1988; Sérusiaux, 1989; Tønsberg et al., 1996; и др.). В последнее время в списки видов, нуждающихся в охране, стали попадать и накипные формы лишайников, в том числе калициоидные лишайники и микокалициевые грибы. Так, в Красную книгу Швеции включены *Chaenothecopsis viridialba*, *Phaeocalicium populneum*, *P. praecedens* (Aronsson et al., 1995), Финляндии — *Phaeocalicium populneum* (Kuusinen et al., 1995), в Красную книгу Республики Коми (1988) внесены *Chaenothecopsis haematopus*, *C. vainioana*, *Phaeocalicium compressulum*, *P. populneum* и *Stenocybe major*, Дании — *Chaenothecopsis pusilla*, *C. vainioana* и *Mycocalicium subtile* (Stoltze, Pihl, 1998), в Красную книгу Мурманской области (2003) — *Chaenothecopsis viridialba*. В данном случае представлены «Красные книги» регионального значения, в которые могли быть помещены виды, находящиеся на границе ареала, например *Phaeocalicium compressulum* для Коми, или даже повсеместно распространенные в Голарктике виды, как *Mycocalicium subtile* для Дании.

В данном разделе мы попытаемся оценить в целом для Голарктики состояние популяций редких видов микокалициевых грибов. Здесь будут рассматриваться только относительно хорошо изученные таксоны.

Редкие в Голарктике виды можно разделить на 3 группы:

1. Виды, находящиеся на границе ареала. В нашем случае это тропические и субтропические виды: *Chaenothecopsis kalbii*, *C. pilosa*, *C. rubina*, *Mycocalicium americanum*, *M. ravenellii*, *M. victoriae*. Эти виды имеют широкие ареалы в мире, и, являясь редкими в Голарктике, массово встречаются в других флористических царствах. Данная категория не требует каких-либо мер по их охране.

2. Недавно описанные виды, ареал которых недостаточно изучен. К этой группе можно отнести такие виды, как *Chaenothecopsis exilis*, *C. orientalis*, *C. tibellii*, *C. vinosa*, *C. weiana*, *Phaeocalicium tibeticum*.

3. Группа видов, угнетенное состояние которых определяется особенностями их экологии и биологии, не позволяющими им противостоять отрицательному воздействию внешних факторов. В данном разделе мы остановимся на последней группе видов, используя при этом категории, рекомендованные Международным союзом охраны природы (IUCN..., 1994).

3.1. Категория 0 (EX) — скорее всего, исчезнувшие виды.

К данной категории можно определенно отнести *Chaenothecopsis caespitosa*. Этот вид имеет большие размеры и четкие морфологические отличия, известен из Англии и не встречается с 1875 г. (Phillips, 1875). Кроме того, *Chaenothecopsis retinens* — паразит-паразит-симбионт на слоевище довольно распространенного вида *Schismatomma cretacea* — не встречался с 1868 г. (Nylander, 1868b). Представитель порядка *Mycocaliciales* — *Sphinctrina porrectula*, вид, обитавший на коре

Pinus в Финляндии (Nylander, 1874) и не встречающийся с 1877 г. С большой долей вероятности отнести к данной категории можно *Protocalicium jaczevskii* — вид, собранный в Грузии на мицелии повсеместно распространенного гриба *Hormiscium pinophilum* (чернь сосны) и не найденный с 1927 г. (Воронихин, 1927). Также к этой категории можно отнести *Mycocalicium fuscipes*, описанный из Нью-Джерси (США) и не найденный с 1872 г. (Tuckerman, 1872).

3.2. Категория 1 (E) — таксоны, находящиеся под угрозой исчезновения, сохранение которых представляется маловероятным, таксоны, численность которых резко сократилась за последнее время.

Несмотря на то, что история изучения микокалициевых грибов насчитывает немногим более 200 лет, уже за этот период определились тенденции к исчезновению некоторых видов, еще недавно широко распространенных. К сожалению, речь может идти только о Европе, поскольку каких-либо определенных данных по другим территориям нет. Так, *Sphinctrina anglica*, еще в XIX веке повсеместно распространенный вид, с конца 1950-х годов не был ни разу найден в Европе (Tibell, Löfgren, 1989). Имеется только одно упоминание о нахождении этого вида в Республике Коми (Херманссон, 1997). *Chaenothecopsis tristis*, описанный G.W. Koerber (1855) из Германии на деревьях, поврежденных молнией, был обнаружен вторично только 150 лет спустя в Псковской области, также на деревьях, поврежденных во время пожара, происшедшего в XX веке (Titov, Tibell, 1999). Сюда также можно отнести неоднократно собиравшиеся в XIX веке сапрофиты-паразиты на слоевищах лишайников *C. hospitans* и *C. subparvoica*. За последние 50 лет имеются лишь единичные упоминания об их нахождении в природе (Tibell, Ryman, 1995; Titov, 1998).

3.3. Категория 2 (V) — уязвимые таксоны, которые будут находиться под угрозой исчезновения, если не прекратить действие факторов, вызывающих сокращение их численности.

К данной категории мы относим все широко распространенные лесные виды микокалициевых грибов, являющиеся индикаторами «экологической непрерывности» лесных ценозов (глава 4.3), в связи с их крайней чувствительностью к нарушению естественного микроклимата леса. Сюда отнесены *Chaenothecopsis brevipes*, *C. consociata*, *C. epithallina*, *C. haematopus*, *C. nana*, *C. nigra*, *C. ochroleuca*, *C. pusiola*, *C. rubescens*, *C. vainioana*, *C. viridialba*, *C. viridireagens*, *Phaeocalicium betulinum*, *P. boreale*, *P. compressulum*, *P. flabelliforme*, *P. interruptum*, *P. polyporaеum*, *P. populneum*, *P. praecedens*, *P. tremulicola*, *Stenocybe major*.

Кроме того, сюда можно отнести широко распространенные, но редкие лесные виды с дизъюнктивными ареалами и виды, характерные для конкретных реликтовых лесных ценозов, таких как уссурийская тайга или гирканский лес. Это *Chaenothecopsis amurensis*, *C. fennica*, *C. himalayensis*, *C. irregularis*, *C. trassii*, *C. ussuriensis*, *Phaeocalicium ahtii*, *P. curtisii*, *P. matthewsianum*, *P. minutissimum*, *P. pinaceum*, *Pyrgidium montelicum*, *Stenocybe clavata*, *S. flexuosa*.

Все мероприятия, необходимые для охраны лесных ценозов, также будут способствовать сохранности данной категории грибов.

3.4. Категория 3 (R) — редкие таксоны с ограниченным ареалом в связи с узкой экологической или биологической амплитудой. В данную категорию отнесены в основном узкоспециализированные виды: это резинофильные грибы, а также представители родов *Sphinctrina* и *Stenocybe*: *Chaenothecopsis asperopoda*, *C. dolichocephala*, *C. golubkovaе*, *C. edbergii*, *C. eugenia*, *C. montana*, *C. nigripunctata*, *C. oregana*, *C. resinicola*, *C. sitchensis*, *C. tsugae*, *Mycocalicium sequoiae*, *Sphinctrina leucopoda*, *S. tubaeformis*, *S. turbinata*, *Stenocybe bryophila*, *S. septata*.

Сохранность данной категории грибов может быть обеспечена только охраной их естественных условий обитания. В тех случаях, когда это касается лесных ценозов, подобные мероприятия, как правило, проводятся. В других случаях сокращение численности популяций этих грибов и их полное исчезновение практически неизбежно.

Таким образом, если предположить возможность создания Красной книги Голарктики, мы бы рекомендовали включить в нее все виды микокалициевых грибов, перечисленные в категориях 3.1–3.3 IUCN:

Chaenothecopsis amurensis, *C. asperopoda*, *C. brevipes*, *C. caespitosa*, *C. dolichocephala*, *C. edbergii*, *C. epithallina*, *C. eugenia*, *C. fennica*, *C. golubkovaе*, *C. haematopus*, *C. himalayensis*, *C. hospitans*, *C. irregularis*, *C. montana*, *C. nana*, *C. nigra*, *C. ochroleuca*, *C. oregana*, *C. resinicola*, *C. retinens*, *C. rubescens*, *C. sitchensis*, *C. subparaica*, *C. trassii*, *C. tristis*, *C. tsugae*, *C. ussuriensis*, *C. vainioana*, *C. viridialba*, *Mycocalicium fuscipes*, *M. sequoiae*, *Phaeocalicium ahtii*, *P. betulinum*, *P. boreale*, *P. compressulum*, *P. curtisii*, *P. flabelliforme*, *P. interruptum*, *P. matthewsianum*, *P. minutissimum*, *P. pinaceum*, *P. polyporaеum*, *P. populneum*, *P. praecedens*, *P. tremulicola*, *Protocalicium jaczevskii*, *Pyrgidium montellicum*, *Sphinctrina anglica*, *S. leucopoda*, *S. porrectula*, *S. tubaeformis*, *S. turbinata*, *Stenocybe bryophila*, *S. flexuosa*, *S. major*, *S. septata*.

Необходимость охранных мероприятий в отношении таких «незаметных» компонентов лесных ценозов, как микокалициевые грибы, можно обосновать уже тем, что «на редких, подлежащих охране видах растений обитают редкие виды симбиотрофных, паразитических и сапротрофных грибов, столь же нуждающихся в защите. Эти грибы подлежат охране, во-первых, вследствие собственного, как правило, уникального генофонда и, во-вторых, как организмы, поддерживающие жизнеспособность охраняемых видов растений и стабильность экосистем, в которых осуществляется развитие макро- и микроорганизмов» (Каратыгин, 1993).

Глава 5

КОНСПЕКТ ПОРЯДКА MYCOCALICIALES ГОЛАРКТИКИ

5.1. Введение

Конспект объединяет данные о 100 видах микокалициевых грибов, известных для территории Голарктики. Кроме того, в конспекте рассматриваются 2 вида — *Chaenothecopsis australis* и *C. parasitaster*, — не включенные в эколого-географический анализ (главы 3, 4), поскольку информация об этих видах стала доступной после того, как рукопись была подготовлена к печати.

Конспект составлен главным образом на основе обработки гербарного материала, собранного автором за период с 1979 по 2006 г. (LE); кроме того, использованы материалы, хранящиеся в других лихенологических центрах (см. предисловие), и частные коллекции.

Несмотря на широкое распространение в мире, группа микокалициевых грибов долгое время оставалась крайне недостаточно изученной, главным образом, в связи со сложностью их обнаружения в природе и идентификации, а также с отсутствием определителей. Опубликованные ключи для определения микокалициевых грибов (Vainio, 1927; Nádvorník, 1942a; Poelt, 1969; Ромс, 1975; Tibell, Vězda, 1981; Tibell, 1984b, 1987b, 1996a, 1996b, 1998c, 1999; Титов, 1986a, 1998b, 2004a; Titov, Tibell, 1993; Tibell, Titov, 1995; Tibell, Ryman, 1995; Selva, Tibell, 1999; Титов, Давыдов, Урбанавичене, 2002; Groner, 2006; и др.) касались лишь отдельных регионов или отдельных групп в пределах порядка *Mycocaliciales*. Возможность обнаружения на территории России видов, описанных с самых отдаленных территорий, явилась причиной первой попытки создать ключ для определения всех известных в мире микокалициевых грибов (раздел 5.2). Поскольку классификация микокалициевых грибов на надвидовом уровне нуждается в критической переоценке (глава 1), в конспекте отсутствуют отдельные ключи для определения семейств и родов порядка *Mycocaliciales*.

В конспекте представлен также список исключенных таксонов и видов с неясным систематическим положением.

Из 241 опубликованного для Голарктики наименования таксонов 141 рассматривается как синонимы, 26 таксонов отнесены к группе видов с неясным систематическим положением и исключенных таксонов.

Виды в конспекте расположены в алфавитном порядке. Для каждого вида приводится наименование, базионим, литературная цитата, информация о типом материале с цитатой протолога, данными о коллекторе и месте (местах) хранения, синонимика, описание, таксономические особенности, сведения об экологии и распространении в мире с указанием всех литературных источников (если систематическая принадлежность таксона изменилась после опубликования информации о его находках, это оговаривается отдельно), список исследованных экзикат и других гербарных образцов.

5.2. Ключ для определения известных в мире видов микокалицевых грибов

В целях наиболее доступного и рационального предварительного поиска, в ключе в первую очередь использованы макроскопические признаки совместно с эколого-географическими характеристиками видов. Дальнейшая идентификация, безусловно, требует детального микроскопического исследования и изучения типового материала.

1. На мицелии и плодовых телах грибов 2.
- На других субстратах 4.
2. На мицелии *Hormiscium pinophilum*; апотеции 0.2–0.4 мм выс., сумки 30–35 мкм дл., споры 2-клеточные, 7–9 мкм дл.; в Грузии *Protocalicium jaczevskii*.
- На плодовых телах *Polyporales* 3.
3. Апотеции 2–4 мм выс., сгруппированы по несколько вместе, сумки 40–50 мкм дл., споры 2-клеточные, темно-коричневые, 9–14 мкм дл.; в Великобритании *Chaenothecopsis caespitosa*.
- Апотеции до 1 мм выс., одиночные, сумки 80–90 мкм дл., споры 2-клеточные, бесцветные, 11–13 мкм дл.; циркумполярно в умеренной зоне Голарктики *Phaeocalicium polyporaeum*.
- 4 (1). На печеночных мхах родов *Plagiochila*, *Frullania*; апотеции 1–1.2 мм выс., сумки 150–200 мкм дл., споры 4-клеточные, 30–35 мкм дл.; в океанических регионах Зап. Европы *Stenocybe bryophila*.
- На других субстратах 5.
5. На смоле хвойных и экссудатах лиственных деревьев 6.
- На коре и древесине деревьев и кустарников, на колониях свободноживущих водорослей, на слоевищах лишайников 22.
6. Споры одноклеточные 7.
- Споры 2-клеточные 14.

7. Апотеции 0.3–0.8 мм выс. 8.
- Апотеции в среднем более 1 мм выс. 10.
8. Споры от веретеновидных до субсферических, 3–5 мкм дл., апотеции при действии К краснеют, 0.5–0.8 мм выс., сумки 20–30 мкм дл., без апикального утолщения, споры 3–5 мкм дл.; на экссудатах *Mangifera indica*, в тропической Индии *Mycocalicium chaudharii*.
- Споры эллипсоидные, 4–8 мкм дл., апотеции К– 9.
9. Ножки апотециев с зернистой поверхностью и зеленовато-беловатым налетом, апотеции 0.2–0.6 мм выс., сумки 25–30 мкм дл., споры 4–5 мкм дл.; на смоле *Abies*, *Pinus*, на Дальнем Востоке *Chaenothecopsis resinicola*.
- Ножки апотециев с гладкой поверхностью без налета, апотеции 0.4–0.6 мм выс., сумки 40–50 мкм дл., споры 6–8 мкм дл.; на застывшем соке *Schefflera digitata*, в Новой Зеландии *Chaenothecopsis schefflerae*.
10. Апотеции 1–4 мм выс., без налета, сумки 40–50 мкм дл., споры 7–11 мкм дл.; на выделениях семян *Tristerix longibracteatus*, в Эквадоре и Перу *Mycocalicium viscinicola*.
- Апотеции 0.5–2.5 мм выс., без налета или с налетом белого или зеленовато-желтоватого цвета; на экссудатах хвойных деревьев 11.
11. Апотеции черные, без налета, сумки 28–35 мкм дл. 12.
- Апотеции с налетом белого или зеленовато-желтоватого цвета, сумки 35–60 мкм дл. 13.
12. Апотеции 0.5–2.5 мм выс., содержат красный пигмент, при действии К краснеют, споры 5.6–6.5 мкм дл.; на смоле *Abies*, *Tsuga*, в Сев. Америке (Орегон) *Chaenothecopsis oregana*.
- Апотеции 0.5–1.7 мм выс., К–, споры 6.7–7.5 мкм дл.; на смоле *Abies*, *Picea*, *Tsuga*, в Сев. Америке (Орегон) *Chaenothecopsis montana*.
13. Апотеции формируются на черной псевдодроме, головки апотециев с зеленовато-желтым налетом, сумки 35–45 мкм дл., споры 5–8 мкм дл.; на выделениях поврежденных огнем *Sequoia* и *Sequoiadendron*, в Калифорнии *Mycocalicium sequoiae*.
- Псевдодрома отсутствует, головки апотециев с зеленовато-белым налетом, сумки 40–60 мкм дл., споры 7–10 мкм дл.; на смоле *Abies*, *Picea*, *Tsuga*, в Сев. Америке (Орегон, Британская Колумбия) *Chaenothecopsis tsugae*.
- 14 (6). На экссудатах *Acer* и *Tilia*, апотеции 0.2–0.4 мм выс., обычно сгруппированы по несколько вместе, сумки 40–60 мкм дл., споры 7–9 мкм дл.; в Европе *Chaenothecopsis tristis*.
- На смоле хвойных деревьев 15.
15. Сумки 80–110 мкм дл., споры 13–15 мкм дл., апотеции 0.8–2 мм выс.; на смоле *Tsuga*, в Сев. Америке (Орегон) *Chaenothecopsis nigripunctata*.
- Сумки 40–70 мкм дл., споры менее 12 мкм дл. 16.

16. Апотеции 1.5–10 мм выс., на разветвленных и извилистых ножках, сумки 50–60 мкм дл., споры 7–10 мкм дл.; на смоле *Picea*, в Сев. Америке (Орегон) ..
..... *Chaenothecopsis sitchensis*.
- Апотеции 0.6–1.5 мм выс. 17.
17. Ножки апотециев обычно извилистые с зернистой поверхностью, покрыты зеленовато-белым налетом, сумки 40–50 мкм дл., споры 6–9 мкм дл. 18.
- Ножки апотециев обычно прямые с гладкой поверхностью, с налетом или без него, сумки 40–70 мкм дл., споры 7–12 мкм дл. 19.
18. Сумки 40–45 мкм дл., споры 6–7 мкм дл., апотеции при действии К зеленеют; на Дальнем Востоке и в Сев. Америке (Британская Колумбия)
..... *Chaenothecopsis asperopoda*.
- Сумки 45–50 мкм дл., споры 7–9 мкм дл., апотеции К– или при действии К цвет становится коричневым; в Китае (вост. Тибет)
..... *Chaenothecopsis eugenia*.
19. Апотеции с зеленоватым налетом, сумки 40–50 мкм дл., споры 7–10 мкм дл.; на смоле *Tsuga* в Сев. Америке (Британская Колумбия) и на Дальнем Востоке
..... *Chaenothecopsis edbergii*.
- Апотеции с белым налетом или без налета, сумки 50–70 мкм дл., споры 8–12 мкм дл.; на смоле *Abies*, *Picea*, *Pinus* 20.
20. Апотеции часто с белым налетом, 0.8–1.5 мм выс., эксципул состоит из 1–2 слоев изодиаметрических клеток, головки апотециев К–; на Дальнем Востоке и на Кавказе
..... *Chaenothecopsis golubkova*.
- Апотеции без налета, 0.8–1.2 мм выс., эксципул состоит из периклинально ориентированных гиф 21.
21. Головки апотециев в свежем материале при действии К краснеют, оболочка спор с орнаментом, хорошо заметным под световым микроскопом; на Дальнем Востоке
..... *Chaenothecopsis dolichocephala*.
- Апотеции К–, оболочка спор гладкая; в Средней России
..... *Chaenothecopsis mediarossica*.
- 22 (5). Апотеции субсферической или обратнойцевидной формы, 0.1–0.4 мм выс., сидячие, мазедий черный, обычно хорошо развит и возвышается над апотецием, по краю эксципула образуются склеротизированные гифы, проникающие в мазедий, сумки 25–40 мкм дл., споры 2-клеточные, широкоэллипсоидные, 5–7 мкм дл., с орнаментом в виде коротких гребней, хорошо заметным под световым микроскопом; на древесине и коре деревьев в тропических и субтропических областях
..... *Pyrgidium montellium*.
- Признаки другие 23.
23. Апотеции субсферической или булавовидной формы, на коротких ножках или сидячие, с суженным в верхней части эксципулом и хорошо развитым черным мазедием, сумки без апикального утолщения, споры покрыты желати-

- низированной оболочкой; паразиты-парасимбионты на *Pertusaria*, иногда на других лишайниках 24.
- Признаки другие 30.
24. Споры субсферические, одноклеточные 25.
- Споры эллипсоидные, одно- или 2-клеточные 27.
25. Апотеции на коротких ножках или сидячие, эксципул на срезе красноватого оттенка, при действии К красный цвет эксципула интенсифицируется, сумки 40–50 мкм дл., споры 5–7 мкм в диам.; на *Pertusaria*, широко распространен в обоих полушариях
..... *Sphinctrina turbinata*.
- Апотеции всегда на ножках, эксципул на срезе коричневый, К– 26.
26. Апотеции полностью черные, сумки 49–65 мкм дл., споры 7–10 мкм в диам., с хорошо развитым орнаментом; на *Protoparmelia* и других лишайниках, в Европе и Сев. Америке
..... *Sphinctrina anglica*.
- Апотеции обычно на светлых ножках, сумки 32–45 мкм дл., споры 4–6.5 мкм в диам., гладкие; на *Pertusaria*, широко распространен в обоих полушариях
..... *Sphinctrina leucopoda*.
- 27 (24). Споры одноклеточные, сумки 56–75 мкм дл., споры 10–15 мкм дл.; на *Pertusaria*, широко распространен в обоих полушариях
..... *Sphinctrina tubaeformis*.
- Споры 2-клеточные 28.
28. Сапрофит на *Picea abies*, сумки 40–54 мкм дл., споры 3.7–5.3 мкм дл.; в Европе (Финляндия)
..... *Sphinctrina porrectula*.
- Паразиты-парасимбионты на *Pertusaria* 29.
29. Сумки 80–95 мкм дл., споры 12.5–18 мкм дл.; в Сев. Америке (Арканзас) ...
..... *Sphinctrina benmargana*.
- Сумки 42–47 мкм дл., споры 7.5–10 мкм дл.; в Сев. Америке (Массачусетс)
..... *Sphinctrina pallidella*.
- 30 (23). Сумки 60–300 мкм дл., споры 1–7-клеточные; на коре и тонких веточках лиственных, реже хвойных деревьев, не на древесине 31.
- Сумки 30–60 мкм дл., споры 1–2-клеточные; на древесине и коре хвойных и лиственных деревьев, на колониях свободноживущих водорослей, на слоевищах лишайников 58.
31. Споры одноклеточные 32.
- Споры 2–7-клеточные 36.
32. Головки апотециев сжаты до толщины ножки 33.
- Головки апотециев не сжаты, от субсферических до обратноконусовидных и бесформенных 34.
33. Апотеции 0.3–0.4 мм выс., ножки у основания светлые, эксципул состоит из изодиаметрических клеток, сумки 60–70 мкм дл., споры 10–13 мкм дл., с гладкой оболочкой; на *Betula*, циркумполярно в бореальной зоне Голарктики
..... *Phaeocalicium betulinum*.

- Апотеции 0.3–0.4 мм выс., ножки черные или у основания темно-коричневые, эксципул состоит из периклинально ориентированных гиф, сумки 55–60 мкм дл., споры 10–13 мкм дл., с орнаментированной оболочкой; на *Alnus*, циркумполярно в гипоарктической зоне Голарктики *Phaeocalicium compressulum*.
- 34. Край эксципула сильно утолщен, что придает апотециям колокольчатую форму, апотеции 0.3–0.4 мм выс., сумки 55–60 мкм дл., споры 10–12 мкм дл.; на тонких веточках лиственных пород, циркумполярно в бореальной зоне Голарктики *Phaeocalicium interruptum*.
- Край эксципула не утолщен 35.
- 35. На *Populus*; апотеции 0.5–0.8 мм выс., сумки 60–70 мкм дл., споры 10–13 мкм дл.; циркумполярно в бореальной зоне Голарктики *Phaeocalicium praecedens*.
- На *Fraxinus*; апотеции 0.2–0.3 мм выс., сумки 60–70 мкм дл., споры 10–12 мкм дл.; в Европе (Альпы) *Phaeocalicium ornicolum*.
- 36 (31). Головки апотециев сжаты до толщины ножки 37.
- Головки апотециев не сжаты, от субсферических до линзовидных, обратноконусовидных и бесформенных 40.
- 37. Споры 2-клеточные 38.
- Споры 4-клеточные 39.
- 38. Апотеции 0.25–0.3 мм выс., сумки 75–95 мкм дл., споры 12–14 мкм дл.; на *Betula*, циркумполярно в бореальной зоне Голарктики *Phaeocalicium flabelliforme*.
- Апотеции 0.4–0.5 мм выс., сумки 78–89 мкм дл., споры 12–15 мкм дл.; на *Coprosma*, в Новой Зеландии *Phaeocalicium asciiforme*.
- 39. Апотеции 0.3–0.5 мм выс., сумки 80–100 мкм дл., споры 12–17 мкм дл.; на *Betula* и *Sorbus*, в Сев. Америке *Phaeocalicium matthewsianum*.
- Апотеции 0.7–0.9 мм выс., сумки 130–160 мкм дл., споры 17–20 мкм дл.; на *Nothofagus*, в умеренной зоне Южн. Америки *Phaeocalicium fuegensis*.
- 40 (36). Сумки 100–330 мкм дл., споры 4–7-клеточные, 18–60 мкм дл. 41.
- Сумки до 100 мкм дл., споры 2–4-клеточные, 10–18 мкм дл. 49.
- 41. На коре хвойных деревьев 42.
- На коре и тонких веточках лиственных деревьев 45.
- 42. Сумки 230–300 мкм дл., споры 4–7-клеточные, 40–50 мкм дл., апотеции 1–2 мм выс.; на *Tsuga* и *Pseudotsuga*, в Сев. Америке *Stenocybe clavata*.
- Сумки 140–180 мкм дл., споры 4-клеточные 43.
- 43. Апотеции 0.5–0.8 мм выс., споры темно-коричневые, 30–50 мкм дл.; на *Abies*, в Китае (вост. Тибет) *Stenocybe montana*.
- Апотеции 0.8–3.5 мм выс., споры светло-коричневые, до 30 мкм дл. 44.
- 44. Апотеции 1–3.5 мм выс., сильно изогнуты, споры широкоэллипсоидные, 20–28 × 8–9 мкм; на *Picea*, циркумполярно в бореальной зоне Голарктики .. *Stenocybe flexuosa*.

- Апотеции 0.8–1.5 мм выс., в основном прямые, споры узкоэллипсоидные, 19–32 × 5–7 мкм; на *Abies* и *Tsuga*, циркумполярно в бореальной зоне Голарктики *Stenocybe major*.
- 45 (41). Сумки 100–160 мкм дл., споры 18–30 мкм дл. 46.
- Сумки 170–330 мкм дл., споры 35–60 мкм дл. 48.
- 46. Апотеции 0.6–0.8 мм выс., сумки 100–120 мкм дл., споры 4-клеточные, 18–24 мкм дл., с орнаментом в виде продольных гребней; на *Cercocarpus*, в аридных регионах запада Сев. Америки *Phaeocalicium cercocarpicola*.
- Апотеции 0.7–0.9 мм выс., сумки 110–160 мкм дл., споры 4–7-клеточные, 20–30 мкм дл. 47.
- 47. Сумки 120–160 мкм дл., споры с орнаментом в виде беспорядочно расположенных борозд; на *Lonicera*, в Центральной Азии *Phaeocalicium ahtii*.
- Сумки 110–150 мкм дл., споры с ареолированной оболочкой; на *Cercocarpus*, в аридных регионах запада Сев. Америки *Stenocybe fragmenta*.
- 48 (45). Апотеции 1–2 мм выс., сумки 280–330 мкм дл., споры 50–60 мкм дл.; в океанических регионах Зап. Европы, на юге Африки и в Японии, на *Ilex*, иногда других лиственных породах *Stenocybe septata*.
- Апотеции 0.9–1.3 мм выс., сумки 170–200 мкм дл., споры 35–45 мкм дл.; на *Weinmannia*, иногда других породах, в Новой Зеландии ... *Stenocybe bartlettii*.
- 49 (40). На тонких веточках *Pinus*, апотеции 0.2–0.4 мм выс., сумки 60–75 мкм дл., споры 2-клеточные, 8–13 мкм дл.; в Сибири и на Дальнем Востоке *Phaeocalicium pinaceum*.
- На лиственных породах 50.
- 50. Край эксципула сильно утолщен, что придает апотециям колокольчатую форму, апотеции 0.3–0.4 мм выс., сумки 55–60 мкм дл., споры 10–12 мкм дл.; на тонких веточках лиственных пород, циркумполярно в бореальной зоне Голарктики *Phaeocalicium interruptum*.
- Край эксципула не утолщен 51.
- 51. Эксципул и ножка на срезе с красновато-коричневым оттенком, при действии К ножка становится красновато-серой, апотеции 0.3–0.4 мм выс., сумки 60–75 мкм дл., споры 12–14 мкм дл.; на *Alnus*, *Betula*, *Salix*, в Скандинавии и на Камчатке *Phaeocalicium boreale*.
- Эксципул и ножка на срезе светло-коричневые или зеленоватые, К— 52.
- 52. На *Alnus*; апотеции часто разветвленные, 0.3–0.8 мм выс., сумки 80–100 мкм дл., споры 11–17 мкм дл.; циркумполярно в лесной зоне Голарктики *Stenocybe pullatula*.
- На других породах (не на *Alnus*); апотеции не разветвленные 53.
- 53. Споры 2–4-клеточные, эксципул состоит из изодиаметрических клеток ... 54.
- Споры 2-клеточные, эксципул состоит из периклинально ориентированных гиф 55.

54. На *Quercus*; перегородка спор менее контрастная, чем оболочка, апотеции 0.2–0.4 мм выс., сумки 60–80 мкм дл., споры 12–20 мкм дл.; на северо-востоке Сев. Америки *Phaeocalicium minutissimum*.
 — На *Populus*; перегородка спор такой же контрастности, как и оболочка, апотеции 0.2–0.4 мм выс., сумки 70–90 мкм дл., споры 14–18 мкм дл.; циркумполярно в лесной зоне Голарктики *Phaeocalicium tremulicola*.
- 55 (53). Споры с орнаментом, хорошо различимым под световым микроскопом, гипотеций зеленовато-серый, апотеции 0.5–0.7 мм выс., сумки 80–112 мкм дл., споры 12–20 мкм дл.; на *Populus*, в Китае (вост. Тибет) *Phaeocalicium tibeticum*.
 — Оболочка спор гладкая, гипотеций коричневый 56.
56. Апотеции до 2.5 мм выс., на тонких, извилистых, иногда разветвленных, оливково-коричневых ножках; в Китае (вост. Тибет) ... *Phaeocalicium gracile*.
 — Апотеции 0.6–0.9 мм выс. 57.
57. Апотеции 0.6–0.9 мм выс., ножка снаружи окружена слоем желатинизированных клеток, сумки цилиндрические, 70–80 мкм дл., споры 10–14 мкм дл.; на *Populus*, циркумполярно в лесной зоне Голарктики *Phaeocalicium populneum*.
 — Апотеции 0.7–0.9 мм выс., ножка без чехла из желатинизированных клеток, сумки булабовидные, 70–100 мкм дл., споры 11–14 мкм дл.; на *Rhus typhina*, на северо-востоке Сев. Америки *Phaeocalicium curtisii*.
- 58 (30). Апотеции 0.1–0.5 мм выс., сидячие или на очень коротких ножках, высота ножки менее ширины головки; паразиты-парасимбионты на слоевищах лишайников 59.
 — Апотеции 0.5–3 мм выс., на ножках, высота ножки не менее ширины головки, паразиты-парасимбионты на слоевищах лишайников, колониях свободноживущих водорослей, а также сапрофиты на коре и древесине деревьев 65.
59. Споры одноклеточные 60.
 — Споры 2-клеточные 62.
60. Апотеции К–, 0.1 мм выс., по краю эксципула покрыты волоскоподобными гифами, сумки 30–35 мкм дл., споры 5–6 мкм дл.; на слоевище *Tylophoron moderatum*, циркумполярно в тропиках *Chaenothecopsis pilosa*.
 — Апотеции при действии К краснеют 61.
61. На *Haematomma ochroleucum*, апотеции 0.2–0.6 мм выс., ножки с белым налетом, сумки 43–47 мкм дл., споры 7–8 мкм дл.; циркумполярно в умеренной зоне Голарктики *Chaenothecopsis ochroleuca*.
 — На *Lecanora* и *Haematomma ochroleucum*, апотеции сидячие или на коротких черных ножках, 0.1–0.3 мм выс., сумки 44–54 мкм дл.; споры 8–10 мкм дл., в Европе и на Кавказе *Chaenothecopsis hospitans*.
- 62 (59). Апотеции сидячие, содержат гранулы красного пигмента, эксципул на срезе красновато-коричневого цвета 63.

- Апотеции на коротких ножках, не содержат гранул красного пигмента, эксципул на срезе зеленовато-коричневого цвета 64.
63. На *Arthonia* и *Lecanactis*; апотеции 0.1–0.2 мм выс., сумки 40–50 мкм дл., споры 6–7.5 мкм дл.; циркумполярно в Голарктике — Голантарктике *Chaenothecopsis brevipes*.
 — На *Schismatomma cretaceum*; апотеции 0.1–0.2 мм выс., сумки 41–46 мкм дл., споры 7–11 мкм дл.; в Великобритании (Джерси) ... *Chaenothecopsis retinens*.
64. На *Lecanora caesiorubella*; апотеции 0.14–0.26 мм выс., сумки 52–69 мкм дл., споры 9–11 мкм дл.; циркумполярно в тропиках *Chaenothecopsis kalbii*.
 — На *Haematomma ochroleucum*; апотеции 0.2–0.3 мм выс., сумки 42–50 мкм дл., споры 7–8 мкм дл.; в Европе и Сев. Америке *Chaenothecopsis subparvula*.
- 65 (58). Споры одноклеточные 66.
 — Споры 2-клеточные 98.
66. Эксципул с коричневым или цвета ржавчины налетом 67.
 — Апотеции без налета или с налетом белого, желтого, зеленого или красного оттенка (не коричневым) 68.
67. Апотеции 0.5–1 мм выс., на желтовато-коричневых ножках с зернистой поверхностью, сумки 40–46 мкм дл., споры 8–10 мкм дл.; на коре *Betula*, реже других лиственных пород, в субтропических лесах Китая (зап. Сычуань) *Chaenothecopsis weiana*.
 — Апотеции 0.4–0.7 мм выс., на черных ножках с гладкой поверхностью, сумки 41–46 мкм дл., споры 6.5–10 мкм дл.; на древесине, в Австралии *Mycocalicium fulvofuscum*.
68. Апотеции при действии К зеленеют 69.
 — Апотеции К– или реакция другая 73.
69. Апотеции на длинных, часто извилистых ножках, 0.8–3 мм выс. 70.
 — Апотеции на прямых ножках, 0.2–0.8 мм выс. 72.
70. Ножки апотециев покрыты белым налетом, сумки 40–50 мкм дл., споры 8–10 мкм дл.; на коре и древесине хвойных пород, циркумполярно в бореальной зоне Голарктики *Chaenothecopsis viridialba*.
 — Ножки апотециев, по крайней мере в верхней части, с красным или красновато-коричневым налетом 71.
71. На древесине хвойных пород; апотеции на гладких серовато-коричневых ножках, сумки 35–45 мкм дл., споры 6–7 мкм дл., с гладкой оболочкой; циркумполярно в лесной зоне Голарктики — Голантарктики *Chaenothecopsis haematopus*.
 — На слоевищах лишайников; апотеции на черных ножках с зернистой поверхностью, сумки 40–50 мкм дл., споры 7–10 мкм дл., с орнаментированной оболочкой; в Китае (зап. Сычуань) *Chaenothecopsis vinosa*.
- 72 (69). Апотеции 0.5–0.8 мм выс., с красными снизу головками и бесцветными у основания ножками, сумки 35–40 мкм дл., споры 6–8 мкм дл.; на коре и

- древесине, в неотропиках, Австралии и Новой Зеландии *Chaenothecopsis nivea*.
- Апотечии 0.2–0.5 мм выс., черные, сумки 30–35 мкм дл., споры 5–8 мкм дл.; на коре лиственных пород, в субтропических лесах Китая (зап. Сычуань) и Кавказа (Талыш) *Chaenothecopsis trassii*.
- 73 (68). Апотечии или их отдельные части при действии К краснеют или цвет становится красно-фиолетовым 74.
- Апотечии К– или при действии К цвет становится коричневым 77.
74. Апотечии на толстых ножках, 0.1–0.2 мм толщ., сумки 45–60 мкм дл., ножки при действии К становятся красно-фиолетовыми 75.
- Ножки апотечиев 0.04–0.06 мм толщ., сумки 32–45 мкм дл., ножки К–, головки апотечиев при действии К краснеют 77.
75. Эксципул слабо развит, край эксципула не загнут внутрь, центральная часть ножки состоит из желатинизированных гиф, сумки 50–55 мкм дл., споры 9–10 мкм дл.; на древесине, циркумполярно в субтропиках Голарктики — Голантарктики *Mycocalicium victoriae*.
- Апотечии с хорошо развитым и сильно загнутым внутрь краем эксципула 76.
76. Апотечии 0.5–0.8 мм выс., без налета, сумки 52–60 мкм дл., споры 9–10 мкм дл.; на древесине, в неотропиках, Сев. Америке и Австралии *Mycocalicium americanum*.
- Апотечии 0.5–0.8 мм выс., с желтовато-зеленоватым налетом на эксципуле, поверхность эксципула морщинистая, с вертикально ориентированными бороздами, сумки 54–65 мкм дл., споры 7–10 мкм дл.; на древесине, в неотропиках, Сев. Америке и на юге Африки *Mycocalicium ravenellii*.
- 77 (74). Ножки апотечиев с белым налетом, апотечии 0.2–0.6 мм выс., сумки 43–47 мкм дл., споры 7–8 мкм дл.; на *Haematomma ochroleucum*, циркумполярно в умеренной зоне Голарктики *Chaenothecopsis ochroleuca*.
- Ножки апотечиев черные или светлые у основания, без налета 78.
78. Апотечии 0.8–1.2 мм выс., сумки 35–40 мкм дл., споры 5–7 мкм дл.; среди одноклеточных встречаются 2-клеточные споры; на коре *Abies*, в зап. Сычуани *Chaenothecopsis heterospora*.
- Апотечии 0.4–0.9 мм выс., сумки 32–34 мкм дл., споры 7–10 мкм дл., всегда одноклеточные; на коре лиственных, реже хвойных пород, циркумполярно в лесной зоне Голарктики *Chaenothecopsis rubescens*.
- 79 (73). Сумки 50–75 мкм дл. 80.
- Сумки 30–45 мкм дл. 84.
80. Паразит-парасимбионт на *Pertusaria*, обитающей на скалах; апотечии 0.7–1 мм выс., сумки 65–75 мкм дл., споры темно-коричневые, 9–11 мкм дл.; на юге Африки *Mycocalicium rapax*.

- На коре и древесине деревьев 81.
81. Апотечии с тонким белым налетом на головках, эксципул состоит из периклинально ориентированных гиф 82.
- Апотечии черные, без налета, в эксципуле присутствуют изодиаметрические клетки 83.
82. Апотечии 0.8–1.5 мм выс., сумки 45–70 мкм дл., споры светлые, удлинненно-эллипсоидные, 7–12 × 3.5–4.5 мкм; на коре и древесине, на Дальнем Востоке и в Сев. Америке (Британская Колумбия) *Chaenothecopsis irregularis*.
- Апотечии 0.7–1 мм выс., сумки 55–65 мкм дл., споры темно-коричневые, широкоэллипсоидные, 10–12 × 4–6 мкм, среди одноклеточных спор встречаются 2-клеточные, при этом перегородка спор более контрастная, чем оболочка; на древесине, в Сев. Америке (Нью-Джерси) *Mycocalicium fuscipes*.
83. Апотечии 0.5–1 мм выс., на светлых у основания ножках, сумки 30–60 мкм дл., споры эллипсоидные, 6–8 мкм дл., с орнаментом в виде продольно ориентированных борозд; на *Sabal palmetto*, в Сев. Америке (Флорида) *Chaenothecopsis rappii*.
- Апотечии 0.6–1.5 мм выс., черные, сумки 30–50 мкм дл., споры веретеновидные, уплощенные, 6–10 мкм дл., с бородавчатым орнаментом, слабо заметным под световым микроскопом; на древесине, реже коре деревьев, повсеместно в лесной зоне мира *Mycocalicium subtile*.
- 84 (79). Ножки апотечиев с зернистой поверхностью, часто с белым налетом 85.
- Ножки апотечиев гладкие, без налета 86.
85. Апотечии 0.5–0.7 мм выс., гипотечий зеленоватый, сумки 30–35 мкм дл., споры 5–6 мкм дл., расположены периклинально по отношению к оси сумки; на *Lecanactis abietina*, в умеренной зоне Южн. Америки *Chaenothecopsis cinerea*.
- Апотечии 0.3–0.6 мм выс., гипотечий темно-коричневый, сумки 30–35 мкм дл., споры 4–5 мкм дл., расположены антиклинально по отношению к оси сумки; на древесине, на Дальнем Востоке и в Сев. Америке (Британская Колумбия) *Chaenothecopsis ussuriensis*.
- 86 (84). Споры веретеновидные, коричневые, апикальное утолщение зрелых сумок всегда гомогенное, канал бывает в апексе только полузрелых сумок 87.
- Споры эллипсоидные, удлинненно-эллипсоидные, редко веретеновидные, светло-коричневые, апикальное утолщение сумок всегда с каналом 89.
87. Эксципул в основании состоит из тонкостенных изодиаметрических клеток, 8–13 мкм в диам., апотечии 0.7–1.3 мм выс., сумки 35–45 мкм дл., споры 6–8 мкм дл.; на древесине, циркумполярно в Голарктике — Голантарктике *Mycocalicium albonigrum*.
- Эксципул состоит из периклинально направленных гиф или из толстостенных изодиаметрических или цилиндрических клеток 4–6 мкм дл. 90.

88. Ножка и эксципул состоят из желатинизированных гиф, центральная часть ножки светлая, апотеции 0.4–0.7 мм выс., сумки 33–36 мкм дл., споры 6–7 мкм дл.; на древесине, в умеренной зоне Южн. Америки *Mycocalicium apomatum*.
- Ножка и эксципул состоят из коричневых или зеленоватых гиф, одинаковых в центральных и наружных слоях 89.
- 89 (86). Апотеции 0.2–0.4 мм выс., ножки оливково-коричневые, сумки 30–50 мкм дл., споры 5–9 мкм дл.; на сухих сосновых шишках, в Испании *Mycocalicium llimonae*.
- Апотеции 0.6–1.5 мм выс., черные, сумки 30–55 мкм дл., споры 6–9 мкм дл.; на древесине, реже коре деревьев, повсеместно в лесной зоне мира *Mycocalicium subtile*.
- 90 (87). Апотеции 0.7–2 мм выс. 91.
- Апотеции 0.2–0.8 мм выс. 93.
91. Апотеции 0.8–2 мм выс., сумки 40–50 мкм дл., споры удлинено-эллипсоидные, с орнаментом в виде продольно направленных борозд, 8–12 мкм дл.; на древесине и колониях свободноживущих водорослей, в Китае (зап. Сычуань) *Chaenothecopsis tibellii*.
- Апотеции 0.7–1.5 мм выс., сумки 22–32 мкм дл., споры эллипсоидные с закругленными концами, ареолированные, 5–7 мкм дл.; на древесине и колониях свободноживущих водорослей 92.
92. Ножки апотециев светло-коричневые, зрелые сумки без канала в апексе; в сев. Индии (Уттар) *Chaenothecopsis orientalis*.
- Ножки апотециев черные, апекс зрелых сумок всегда пронизан тонким каналом; повсеместно в лесной зоне мира *Chaenothecopsis savonica*.
- 93 (90). Апотеции ассоциированы с водорослями рода *Trentepohlia* 94.
- Фотобионт отсутствует или принадлежит к водорослям других родов (не *Trentepohlia*) 95.
94. Эксципул состоит из изодиаметрических клеток, апотеции 0.2–0.4 мм выс., сумки 30–40 мкм дл., споры 5–8 мкм дл.; на коре *Phellodendron amurense*, на Дальнем Востоке *Chaenothecopsis amurensis*.
- Эксципул состоит из периклиально направленных гиф, апотеции 0.4–0.5 мм выс., сумки 34–40 мкм дл., споры 5–7 мкм дл.; на *Lecanactis abietina*, в умеренной зоне Южн. Америки *Chaenothecopsis australis*.
- 95 (93). На слоевищах лишайников; апотеции на оливковых ножках, сгруппированы по несколько вместе, апотеции 0.2–0.5 мм выс., сумки 30–35 мкм дл., споры 6–7 мкм дл.; в Китае (восточный Тибет) *Chaenothecopsis sinensis*.
- На коре и древесине; апотеции черные, одиночные 96.
96. Апотеции 0.1–0.3 мм выс., сумки 26–40 мкм дл., споры эллипсоидные, 4.5–6.5 мкм дл.; на коре *Platanus orientalis*, на Кавказе (южн. Армения) *Chaenothecopsis caucasica*.

- Апотеции 0.4–0.9 мм выс. 97.
97. Апотеции 0.6–0.9 мм выс., сумки 35–38 мкм дл., споры эллипсоидные, 5–6 мкм дл.; на коре *Parrotia persica*, на Кавказе (Талыш) *Chaenothecopsis hyrcana*.
- Апотеции 0.4–0.8 мм выс., сумки 26–33 мкм дл., споры веретеновидные, 5.5–7.5 мкм дл.; на коре, реже древесине, циркумполярно в Голарктике — Голантарктике *Chaenothecopsis nana*.
- 98 (65). Паразиты-парасимбионты на слоевище и плодовых телах *Chaenotheca* 99.
- На коре и древесине деревьев, на колониях свободноживущих водорослей, на лишайниках (не *Chaenotheca*) 101.
99. На *Chaenotheca sphaerocephala*; апотеции 0.7–1.2 мм выс., ножки часто с тонким белым налетом, головки апотециев при действии К зеленеют, сумки 43–49 мкм дл., споры 7.4–8.2 мкм дл.; в Китае (вост. Тибет) *Chaenothecopsis formosa*.
- На *Chaenotheca trichialis* или *C. chrysocephala*; апотеции 0.7–0.9 мм выс., без налета; циркумполярно в бореальной зоне Голарктики 100.
100. На *Chaenotheca trichialis*; апотеции 0.7–0.9 мм выс., К–, сумки 33–37 мкм дл., споры 5.5–6.5 мкм дл. *Chaenothecopsis epithallina*.
- На *Chaenotheca chrysocephala*; апотеции 0.8–0.9 мм выс., головки апотециев при действии К зеленеют, сумки 35–45 мкм дл., споры 6–9 мкм дл.; циркумполярно в бореальной зоне Голарктики *Chaenothecopsis consociata*.
- 101 (98). Головки апотециев при действии К зеленеют или краснеют 102.
- Апотеции К– или реакция другая 106.
102. Головки апотециев при действии К зеленеют 103.
- Головки апотециев при действии К краснеют 105.
103. Паразит-парасимбионт на *Pyrgidium montellium*, апотеции 0.4–1 мм выс., с удлинёнными обратнойцевидными головками, сумки 35–40 мкм дл., споры 7–8.5 мкм дл.; в неотропиках *Chaenothecopsis rubina*.
- На древесине, реже на коре деревьев, на колониях свободноживущих водорослей, на лишайниках, головки апотециев субсферические 104.
104. Апотеции 0.8–1 мм выс., без налета, сумки 34–38 мкм дл., споры 6–7.5 мкм дл.; циркумполярно в Голарктике — Голантарктике *Chaenothecopsis viridireagens*.
- Апотеции 0.7–1.2 мм выс., ножки часто с тонким белым налетом, сумки 43–49 мкм дл., споры 7.4–8.2 мкм дл.; в Китае (вост. Тибет) *Chaenothecopsis formosa*.
- 105 (102). Реакция с К быстро проходит, апотеции 0.6–0.9 мм выс., сумки 30–36 мкм дл., споры 6–6.5 мкм дл.; на древесине хвойных пород, циркумполярно в бореальной зоне Голарктики, в Новой Зеландии *Chaenothecopsis pusiola*.

- Реакция с К стабильная, апотеции 0.4–0.6 мм выс., сумки 40–45 мкм дл., споры 7–9 мкм дл.; на коре лиственных пород, в субтропических лесах Юго-Вост. Азии и Кавказа (Талыш) *Chaenothecopsis himalayensis*.
- 106 (101). Ножки апотециев покрыты плотным белым налетом, апотеции 0.5–1.2 мм выс., сумки 45–55 мкм дл., споры 7.5–9.5 мкм дл.; на коре *Populus suaveolens*, в Забайкалье и Китае (зап. Сычуань) *Chaenothecopsis transbaikalica*.
- Апотеции без налета или налет только на нижней поверхности эксципула 107.
- 107. Гифы апотеция на срезе ярко-красные, апотеции 0.4–0.7 мм выс., сумки 34–42 мкм дл., споры 6–8 мкм дл.; на древесине, циркумполярно в Голантарктике *Chaenothecopsis sanguinea*.
- Гифы апотеция на срезе зеленовато-коричневые или красновато-коричневые 108.
- 108. Апотеции 0.3–0.5 мм выс.; паразиты-парасимбионты на *Arthonia*, *Lecanactis*, *Sagenidium* 109.
- Апотеции 0.5–1.5 мм выс.; на древесине и коре деревьев, на колониях свободноживущих водорослей 112.
- 109. На *Arthonia*; апотеции на черных ножках, при действии К эпитеций, эксципул и ножка на срезе краснеют или К– 110.
- На *Lecanactis* или *Sagenidium*; апотеции на светлых у основания ножках, все части апотециев К– 111.
- 110. Апотеции 0.3–0.4 мм выс., эпитеций и эксципул с красным оттенком, при действии К красный цвет интенсифицируется, сумки 37–45 мкм дл., споры 6–8 мкм дл.; в умеренной зоне Южн. Америки *Chaenothecopsis arthoniae*.
- Апотеции 0.7–0.9 мм выс., эпитеций и эксципул коричневые, сумки 45–50 мкм дл., споры 7–8 мкм дл., все части апотециев К– или гифы ножки приобретают красноватый оттенок *Chaenothecopsis leifiana*.
- 111. На *Sagenidium molle*; ножки апотециев состоят из периклиально направленных гиф, апотеции 0.25–0.45 мм выс., сумки 38–43 мкм дл., споры 6.7–8.3 мкм дл.; в Новой Зеландии *Chaenothecopsis sagenidii*.
- На *Lecanactis abietina*; ножки апотециев состоят из внутреннего слоя, образованного рыхло переплетенными бесцветными гифами, и наружного слоя, состоящего из темно-коричневых склеротизированных гиф, апотеции 0.3–0.5 мм выс., сумки 39–43 мкм дл., споры 6.6–7.6 мкм дл.; в умеренной зоне Южн. Америки *Chaenothecopsis lecanactidis*.
- 112 (108). Гифы эпитеция, эксципула и ножки с красным оттенком, при действии К красный цвет интенсифицируется или цвет становится желтовато-коричневым, гипотеций зеленый 113.
- Эпитеций, эксципул и ножка на срезе зеленовато-коричневые, без красного оттенка, К–, гипотеций зеленовато-коричневый 115.

- 113. При действии К цвет апотеция на срезе становится желтовато-коричневым, апотеции 0.3–0.8 мм выс., сумки 40–60 мкм дл., споры 7–11 мкм дл.; на коре и слоевищах лишайников, апотеции ассоциированы с водорослями рода *Trentepohlia*, циркумполярно в Голарктике и в умеренной зоне Южн. Америки *Chaenothecopsis vainioana*.
- При действии К красный цвет эпитеция и эксципула интенсифицируется, ножка становится фиолетово-красной 114.
- 114. При действии Н ножка становится серо-фиолетовой, канал в апексе сумок одинаковой толщины по всей длине, апотеции 0.9–1.5 мм выс., сумки 44–55 мкм дл., споры 7–9 мкм дл.; на древесине, реже коре деревьев, повсеместно в лесной зоне мира *Chaenothecopsis debilis*.
- При действии Н ножка становится желтовато-красноватой, канал в апексе сумок треугольной формы, апотеции 0.7–0.9 мм выс., сумки 37–42 мкм дл., споры 6.5–8 мкм дл.; на древесине, в бореальной зоне Сев. Америки *Chaenothecopsis exilis*.
- 115 (112). Апотеции с голубовато-белым налетом на головках, 1–2 мм выс., сумки 42–58 мкм дл., споры 7–10 мкм дл.; на древесине хвойных пород, в Скандинавии *Chaenothecopsis fennica*.
- Апотеции без налета, 0.5–1.5 мм выс., сумки 29–49 мкм дл. 116.
- 116. Споры со слабо пигментированной перегородкой 117.
- Перегородка спор более контрастная, чем оболочка 119.
- 117. Апотеции 1.2–1.5 мм выс., на извилистых черных ножках, ножки состоят из периклиально ориентированных гиф, сумки 40–45 мкм дл., споры 7–10 мкм дл.; на древесине, в Новой Зеландии, на Дальнем Востоке и на Кавказе *Chaenothecopsis nigropedata*.
- Апотеции 0.8–1.2 мм выс., на прямых, часто светлых у основания ножках, ножки состоят из 2 слоев — внутреннего, образованного рыхло переплетенными светлыми гифами, и наружного, состоящего из более периклиально ориентированных зеленовато-коричневых гиф, сумки 29–38 мкм дл., споры 6–8 мкм дл. 118.
- 118. На слоевищах *Cladonia* *Chaenothecopsis parasitaster*.
- На древесине, реже коре деревьев, повсеместно в лесной зоне мира *Chaenothecopsis pusilla*.
- 119 (116). Апотеции 0.7–1.5 мм выс., ножки состоят из периклиально ориентированных темно-коричневых гиф, сумки 31–37 мкм дл., споры 5–6 мкм дл.; на древесине и колониях свободноживущих водорослей, циркумполярно в Голарктике — Голантарктике *Chaenothecopsis nigra*.
- Апотеции 0.5–0.7 мм выс., ножки состоят из рыхло переплетенных красноватых в наружных слоях и светлых в центральной части гиф, сумки 35–42 мкм дл., споры 6–8 мкм дл.; на древесине, колониях свободноживущих водорослей и слоевищах лишайников, циркумполярно в Голарктике — Голантарктике и в Сев. Америке *Chaenothecopsis tasmanica*.

5.3. Конспект порядка *Mycocaliciales*

Род 1. *CHAENOTHECOPSIS* Vain.

Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. 57 (1): 70 (1927), emend. A.F.W. Schmidt, Mitt. Staatsinst. Allg. Bot. Hamburg, 13: 148 (1970)

Т и п : *Chaenothecopsis rubescens* Vain., Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. 57 (1): 71 (1927).

Синонимы: *Strongyleuma* Vain., Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. 57 (1): 72 (1927). — Т и п : *Calicium paroicum* Ach. sensu Nyl. — *Strongyleuma paroicum* (Nyl.) Vain., Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. 57 (1): 72 (1927).

Литература: Vainio (1927), Schmidt (1970b), Tibell (1984b, 1987b, 1999), Titov, Tibell (1993), Tibell, Ryman (1995), Tibell, Titov (1995), Титов (1998б, 2004а), Groner (2006).

Сапрофиты на коре и древесине деревьев или паразиты на колониях свободноживущих водорослей и других лишайниках. Собственное лихенизированное слоевище не образуется. Апотеции часто ассоциированы с водорослями порядков *Chlorococcales* и *Ulotrichales*, иногда фотобионт отсутствует. Апотеции черные, на ножках, редко почти сидячие, у многих видов апотеции покрыты налетом различного цвета. Ножки апотециев часто светлые у основания. Головки апотециев от сферических до обратнойцевидных, линзовидных и бесформенных, у многих видов с хорошо развитым черным мазедем. Эксципул относительно хорошо развит, обычно состоит из коричневых периклинально направленных гиф, однако у многих видов строение эксципула специфично и является важным видовым признаком. По анатомическому строению ножки все виды рода *Chaenothecopsis* можно разделить на 2 группы. У большинства видов ножка состоит из 2 слоев — наружного, образованного более темными периклинально или антиклинально ориентированными гифами, и внутреннего, состоящего из более светлых беспорядочно переплетенных или периклинально направленных гиф. У части видов ножка имеет гомогенное строение. Сумки цилиндрические или узкоэллипсоидные, от 20 до 70 мкм дл., образуются из аскогенных гиф через стадию крючка. Сумки имеют апикальное утолщение, у большинства видов пронизанное каналом, наиболее хорошо заметным на полузрелой стадии развития сумок. Споры одно- или 2-клеточные, 5–10 × 2–4 мкм, эллипсоидно-цилиндрические или веретеновидные, от бесцветных до коричневых, гладкие или с разнообразным орнаментом.

Известны конидиальные спороношения целомицетного и гифомицетного типов. Конидии гиалиновые, эллипсоидные, 2–3 × 1 мкм.

Вторичных лишайниковых веществ не обнаружено. Многие виды содержат аморфные и кристаллические пигменты, способные менять цвет при изменении рН среды, и таким образом дают цветные реакции с КОН и HNO₃. Цветные реакции обычно варьируют в пределах от красновато-коричневого до желтовато-коричневого и от ярко-красного до ярко-зеленого цвета.

Виды рода *Chaenothecopsis* встречаются на коре и древесине деревьев, часто как паразиты или парасимбионты на других лишайниках и колониях водорослей, в большинстве случаев во влажных и затененных местообитаниях. Некоторые виды встречаются на скалах. Представители рода широко распространены в лесной зоне Евразии в холодно-умеренных областях. Часть видов имеет более широкое распространение от Гипоарктики до субтропиков, ареал небольшой группы видов ограничен тропическими районами.

К настоящему времени в мире известно 65 видов рода *Chaenothecopsis*, из которых в Голарктике найдено 60 видов — *C. amurensis* Titov, *C. australis* Tibell, *C. asperopoda* Titov, *C. brevipes* Tibell, *C. caespitosa* (Phillips) D. Hawksw., *C. caucasica* Titov, *C. consociata* (Nádv.) A.F.W. Schmidt, *C. debilis* (Turn. et Borr. ex Sm.) Tibell, *C. dolichocephala* Titov, *C. edbergii* Selva et Tibell, *C. epithallina* Tibell, *C. eugenia* Titov, *C. exilis* Tibell, *C. fennica* (Laurila) Tibell, *C. formosa* Titov, *C. golubkovae* Tibell et Titov, *C. haematopus* Tibell, *C. heterospora* Titov, *C. himalayensis* (Räs.) Tibell et Titov, *C. hospitans* (Th. Fr.) Tibell, *C. hyrcana* Titov, *C. irregularis* Titov, *C. kalbii* Tibell et K. Ryman, *C. leifiana* Titov, Kuznetsova et Himelbrant, *C. mediarossica* Titov et Gudovicheva, *C. montana* Rikkinen, *C. nana* Tibell, *C. nigra* Tibell, *C. nigripunctata* Rikkinen, *C. nigropedata* Tibell, *C. ochroleuca* (Koerb.) Tibell et K. Ryman, *C. oregana* Rikkinen, *C. orientalis* Tibell, *C. parasitaster* (Bagl. et Carestia) D. Hawksw., *C. pilosa* Tibell et Kalb, *C. pusilla* (Ach.) A.F.W. Schmidt, *C. pusiola* (Ach.) Vain., *C. rappii* (Nádv.) Tibell et Titov, *C. resinicola* Tibell et Titov, *C. retinens* (Nyl.) Tibell, *C. rubescens* Vain., *C. rubina* Tibell, *C. sanguinea* Tibell, *C. savonica* (Räs.) Tibell, *C. sinensis* Titov, *C. sitchensis* Rikkinen, *C. subparoica* (Nyl.) Tibell, *C. tasmanica* Tibell, *C. tibellii* Titov, *C. transbaikalica* Titov, *C. trassii* Titov, *C. tristis* (Koerb.) Titov, *C. tsugae* Rikkinen, *C. ussuriensis* Titov, *C. vainioana* (Nádv.) Tibell, *C. vinosa* Titov, *C. viridialba* (Krempelh.) A.F.W. Schmidt, *C. viridireagens* (Nádv.) A.F.W. Schmidt и *C. weiana* Titov. *C. sagenidii* Tibell и *C. schefflerae* (Samuels et D.E. Buchanan) Tibell эндемичны для Австралии, *C. arthoniae* Tibell, *C. cinerea* Tibell и *C. lecanactidis* Tibell известны только в Южной Америке, *C. nivea* (F. Wilson) Tibell встречается в тропиках Австралии и Южной Америки.

Ключ для определения известных в России видов *Chaenothecopsis*

1. Споры одноклеточные 2.
- Споры 2-клеточные 14.
2. Сумки 20–50 мкм дл., споры широкоэллипсоидные с закругленными концами, 6–8 мкм дл. 3.
- Сумки 40–70 мкм дл., споры от узкоэллипсоидных до цилиндрических, 6–12 мкм дл. *C. irregularis*.
3. Апотеции в среднем 1–3 мм выс. 4.
- Апотеции в среднем до 1 мм выс. 6.
4. Апотеции черные, все части апотециев К– *C. savonica*.

- Апотечии другого цвета, при действии К некоторые части апотечиев зеленеют 5.
- 5. Ножки апотечиев с белым налетом *C. viridialba*.
- Ножки апотечиев красновато-коричневые, без белого налета ... *C. haematopus*.
- 6 (3). Головки апотечиев при действии К краснеют 7.
- Головки апотечиев К– или действие К вызывает коричневое окрашивание ..
..... 9.
- 7 (5). Апотечии 0.5–1.0 мм выс., головки при действии К интенсивно краснеют, ножки апотечиев без налета, споры светло-коричневые с бородавчатым орнаментом, хорошо заметным под световым микроскопом; на коре лиственных, реже хвойных деревьев, фотобионт — *Trentepohlia* *C. rubescens*.
- Апотечии на коротких ножках или почти сидячие, 0.1–0.5 мм выс., эксципул при действии К краснеет, однако реакция быстро проходит, споры темно-коричневые с гладкой оболочкой; на слоевищах лишайников родов *Lecanora* и *Haematomma* 8.
- 8. Ножки апотечиев светлые с зернистой поверхностью, состоят из равномерно переплетенных гиф; на коре лиственных деревьев, на слоевище *Haematomma ochroleucum* *C. ochroleuca*.
- Ножки апотечиев черные, иногда светлые у основания, гладкие, состоят из изодиаметрических клеток; на известняках, на слоевище *Haematomma ochroleucum* или на коре лиственных деревьев, на слоевище *Lecanora carpinea* ...
..... *C. hospitans*.
- 9 (6). Ножки апотечиев с зернистой поверхностью, часто с налетом 10.
- Ножки апотечиев с гладкой поверхностью, без налета 11.
- 10. Ножки апотечиев с зеленым или белым налетом, гипотечий светлый, споры с гладкой оболочкой; на смоле хвойных деревьев *C. resinicola*.
- Ножки апотечиев с белым налетом или без налета, гипотечий коричневый, споры с орнаментом, хорошо заметным под световым микроскопом; на коре и древесине хвойных деревьев *C. ussuriensis*.
- 11. Споры веретеновидные, коричневые, в полузрелых сумках расположены наклонно по отношению к оси сумки *C. nana*.
- Споры с закругленными концами, светло-коричневые или зеленоватые, в полузрелых сумках расположены наклонно или периклинально по отношению к оси сумки 12.
- 12. Гипотечий коричневый, споры с орнаментом, хорошо заметным под световым микроскопом, споры расположены всегда наклонно или антиклинально к оси сумки *C. ussuriensis*.
- Гипотечий светлый, иногда зеленоватый, споры с гладкой оболочкой, в полузрелых сумках расположены наклонно или периклинально по отношению к оси сумки 13.

- 13. Апотечии ассоциированы с водорослями рода *Trentepohlia*, на коре *Phellodendron* *C. amurensis*.
- Апотечии ассоциированы с водорослями других родов, в основном на древесине деревьев *C. savonica*.
- 14 (1). Ножки апотечиев более чем в 2 раза длиннее ширины головки 15.
- Апотечии почти сидячие или на коротких ножках менее чем в 2 раза длиннее ширины головки 31.
- 15. На *Arthonia* *C. leifiana*.
- На других субстратах 16.
- 16. На смоле хвойных деревьев 17.
- На других субстратах 20.
- 17. Сумки 38–45 мкм дл., ножки апотечиев при действии К краснеют, красное окрашивание быстро переходит в зеленое *C. asperopoda*.
- Сумки 50–70 мкм дл. 18.
- 18. Апотечии с белым налетом на поверхности головок, эксципул состоит из изодиаметрических клеток *C. golubkovae*.
- Апотечии без налета, эксципул состоит из периклинально ориентированных гиф 19.
- 19. Головки апотечиев при действии К краснеют, споры с орнаментом, хорошо заметным под световым микроскопом *C. dolichocephala*.
- Все части апотечиев К–, оболочка спор гладкая *C. mediarossica*.
- 20 (16). Паразиты-парасимбиоты на видах рода *Chaenotheca* 21.
- На других субстратах 22.
- 21. На слоевище, реже ножках *Chaenotheca chrysocephala* *C. consociata*.
- На слоевище, реже ножках *Chaenotheca trichialis* *C. epithallina*.
- 22. Головки апотечиев при действии К краснеют или зеленеют 23.
- Все части апотечиев К– или при действии К наблюдается слабое желтовато-коричневое окрашивание 24.
- 23. Головки и (или) ножки апотечиев при действии К интенсивно краснеют, при этом реакция быстро проходит *C. pusiola*.
- Головки и (или) ножки апотечиев при действии К зеленеют *C. viridireagens*.
- 24. Гифы ножки на срезе фиолетового цвета, при действии Н цвет становится более ярким *C. debilis*.
- Ножка состоит из гиф от светло-коричневого до зеленоватого цвета, Н– 25.
- 25. Сумки 45–70 мкм дл., фотобионт отсутствует 26.
- Сумки до 40 мкм дл., апотечии обычно ассоциированы с водорослями ... 27.
- 26. Апотечии в среднем более 1 мм выс., головки апотечиев без мазедия, покрыты тонким белым налетом; на древесине хвойных деревьев *C. fennica*.

- Апотеции до 0.5 мм выс., без налета, мазедий развит; на экссудатах листовных деревьев *C. tristis*.
- 27. Ножки апотециев с белым налетом *C. transbaikalica*.
- Все части апотециев без налета 28.
- 28. При действии К цвет апотециев становится желтовато-коричневым, споры 7–10 мкм дл., на коре листовных деревьев, ассоциирован с водорослями рода *Trentepohlia* *C. vainioana*.
- Апотеции К–, споры 5–10 мкм дл. 29.
- 29. Споры бесцветные, перегородка спор более контрастная, чем оболочка; на слоевищах лишайников и колониях водорослей *C. nigra*.
- Споры светло-коричневые, перегородка спор менее контрастная, чем оболочка; на древесине 30.
- 30. Апотеции 1.2–1.5 мм выс., на извилистых черных ножках, споры 7–10 мкм дл. *C. nigropedata*.
- Апотеции 0.8–1.2 мм выс., на прямых, часто светлых у основания ножках, споры 6–8 мкм дл. *C. pusilla*.
- 31 (15). Гифы ножки на срезе красновато-коричневого цвета, красные у основания ножки, споры 6–7 мкм дл., с орнаментом, заметным под световым микроскопом; на слоевище и плодовых телах *Arthonia* spp. *C. brevipes*.
- Гифы ножки зеленовато-коричневые, споры 7–8 мкм дл.; на скалах, на слоевищах *Haematomma ochroleucum* *C. subparvica*.

1. ***Chaenothecopsis amurensis*** Titov in Titov et Tibell, Nordic J. Bot. 13: 315 (1993).

Т и п : Россия, Дальний Восток, Приморский край, Лазовский р-н, Лазовский заповедник, около 200 м над ур. м. На коре *Phellodendron amurense* в кедрово-широколиственном лесу, в затененном и влажном местообитании, 1990, Титов, n° 3826 (LE: голотип; Н, М, OSC, UNFK, UPS: изотипы).

Апотеции ассоциированы с водорослями рода *Trentepohlia*. Апотеции мелкие, (0.20) 0.23–0.33 (0.40) мм выс., черные, без налета. Головки апотециев от обратноконических до субсферических, часто бесформенные, (0.08) 0.10–0.20 (0.30) мм в диам. Эпитеций тонкий, светлый. Гимений и гипотеций зеленоватые. Гипотеций 60–80 мкм выс. Эксципул 8–15 мкм толщ., сформирован как продолжение наружных слоев ножки, коричневый. Эксципул состоит из 2–3 слоев изодиаметрических или слегка удлинённых, периклиально ориентированных толстостенных клеток, 3–4 мкм толщ. Ножки апотециев прямые, (0.02) 0.03–0.05 (0.07) мм в диам., черные, блестящие. Центральная часть ножки состоит из светлых, беспорядочно переплетённых, главным образом периклиально ориентированных гиф. Наружные слои ножки состоят из толстостенных, коротких, коричневых, периклиально ориентированных клеток. Все части апотециев К–, Н–. Сумки (28.0) 29.4–35.3 (40.5) × (2.8) 2.9–3.4 (3.7) мкм, цилиндрические или узкобулаво-

видные. Апикальное утолщение сумок имеет узкий канал. Споры расположены в сумках в 1, иногда в 2 ряда, периклиально или слегка наклонно ориентированы, одноклеточные, эллипсоидные, светло-коричневые, (4.5) 5.1–6.7 (8.0) × (1.8) 2.0–2.9 (3.0) мкм. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая, под СЭМ слегка орнаментирована.

Иллюстрации: Titov, Tibell (1993); рис. 27 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется мелкими апотециями, ассоциированными с водорослями рода *Trentepohlia*, одноклеточными светлыми спорами с гладкой оболочкой, часто булавовидными сумками, а также строением эксципула и обитанием на *Phellodendron amurense*. *C. nana*, вид, крайне широко распространенный в бореальной зоне Голарктики, отличается отсутствием изодиаметрических клеток в эксципуле и обитанием главным образом на коре хвойных деревьев.

Экология и распространение. Встречается на коре *Phellodendron amurense* во влажных и затененных местообитаниях. Высота: 100–400 м над ур. м. Редкий вид, ареал которого в основном ограничен распространением кедрово-широколиственных лесов Дальнего Востока (Titov, Tibell, 1993; Вэй, Титов, 2001). Известны также 2 местонахождения образцов, близких к *C. amurensis*, в Забайкалье (на *Populus suaveolens*) и на Кавказе (на *Juglans regia*); принадлежность их к данному виду пока под вопросом.

Исследованные эксикаты. Tibell: Cal. exs. 237 (LE).

Исследованные образцы. **Азербайджан.** Талыш, Астаринский р-н, Сым, 1987, Титов, n° 1447 (LE). **Китай.** Гири, 1994, Титов, n° 6211 (LE). **Россия.** Дальний Восток: Хабаровский край, Хабаровский р-н, Большехехцирский заповедник, 1990, Титов, n° 4335 (LE); Приморский край, Лазовский р-н, Лазовский заповедник, 1990, Титов, n° 3826 (LE: голотип), 4209, 4219, 4220, 4237, 4240, 4245, 4248 (LE), 1991, Tibell, n° 19334 (UPS); Уссурийский р-н, Уссурийский заповедник, 1984, Титов, n° 1535 (LE), 1990, Titov, n° 4443, 4482 (LE).

2. ***Chaenothecopsis asperopoda*** Titov, Nordic J. Bot. 13: 316 (1993).

Т и п : Россия, Дальний Восток, Хабаровский край, Верхне-Буреинский р-н, около 150 км к северо-востоку от г. Чегдомын, Буреинский заповедник, горы Дюссе-Алинь, истоки р. Крест. Около 1200 м над ур. м. На смоле *Picea ajanensis*, 1990, Титов, n° 3126 (LE: голотип; Н, М, OSC, UNFK, UPS: изотипы).

Фотобионт отсутствует. Апотеции (0.60) 0.64–1.48 (2.50) мм выс. Головки апотециев в нижней части и верхняя часть ножки иногда с красноватым оттенком, ножки имеют зернистую поверхность и покрыты зеленоватым или белым кристаллическим налетом. Головки апотециев от субсферических до полусферических, (0.12) 0.15–0.25 (0.30) мм в диам., черные. Эпитеций зеленовато-коричневый, 4–6 мкм толщ. Гимений и гипотеций светлые, обычно содержат многочисленные светлые липидные гранулы. Эксципул сформирован как продолжение наружных слоев ножки, слабо развит, 10–15 мкм толщ., коричневый, состоит из периклиально ориентированных гиф. Ножки апотециев прямые или изогнутые, (0.05)

0.06–0.08 (0.10) мм в диам. Центральная часть ножки состоит из светлых или зеленоватых, беспорядочно переплетенных гиф, ориентированных в основном периклиально. Наружная часть ножки состоит из коричневых, толстостенных, периклиально направленных гиф. Внешние слои ножки обычно растресканы, что приводит к образованию характерной структуры поверхности ножки. В ножке, особенно в ее нижней части, обычно находятся красные кристаллы. Все части апотециев, содержащие красный пигмент, приобретают яркий красный цвет, постепенно переходящий в зеленый, при действии К, другие части апотециев К–, Н–. Сумки (38.0) 39.1–43.2 (45.0) × (2.8) 2.9–3.4 (3.5) мкм, цилиндрические. Апикальное утолщение полужелтых сумок имеет узкий канал, слабо заметный под световым микроскопом, у зрелых сумок канал расширяется, что приводит к исчезновению апикального утолщения. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклиально или слегка наклонно ориентированы, 2-клеточные, узкоэллипсоидные, светлые, (5.6) 5.9–6.8 (7.2) × (1.8) 2.2–2.4 (2.5) мкм. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая, под СЭМ виден орнамент в виде беспорядочно расположенных субэллипсоидных элементов с плоской поверхностью.

Иллюстрации: Titov, Tibell (1993); рис. 28 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется относительно крупными апотециями на длинных ножках, зернистой поверхностью ножек, покрытых зеленоватым или белым налетом, светлыми 2-клеточными спорами с гладкой оболочкой, строением аскокарпа, К+ реакцией апотециев, а также обитанием на смоле хвойных деревьев. Некоторые образцы *C. asperopoda* с белым налетом на поверхности ножки внешне похожи на *C. viridialba*, однако последний имеет одноклеточные споры.

Экология и распространение. Обитает на смоле хвойных деревьев: *Abies nephrolepis*, *Larix gmelinii*, *Picea ajanensis* и *Tsuga heterophylla*, в затененных местообитаниях, в холодно-умеренных широтах. Высота: 900–1700 м над ур. м. Редкий вид, известен на Дальнем Востоке России (Titov, Tibell, 1993; Tibell, Titov, 1995), на Камчатке (Titov, Kuznetsova, Himelbrant, 2004), в Китае (Вэй, Титов, 2001) и Японии (Tibell, Thor, 2003). Одно местонахождение известно из Северной Америки (Selva, Tibell, 1999).

Исследованные эксикаты. Tibell: Cal. exs. 238 (LE).

Исследованные образцы. **Китай.** Гири, 1994, Титов, n°n° 5181, 6113, 6138 (LE, L-NMAS). **Россия.** Дальний Восток: Хабаровский край, Верхне-Буреинский р-н, Буреинский заповедник, 1990, Титов, n°n° 3126 (LE: голотип), 3280, 3453, 3510, 3580, 3585, 3705, 3739 (LE).

3. *Chaenothecopsis australis* Tibell, Biblioth. Lichenol. 71: 66 (1998c).

Т и п : Аргентина, «Tierra de Fuego, 16 km NW of Ushuaia, on trunk of *Nothofagus antarctica*», 1989, Tibell, n° 17674 (UPS: голотип).

Апотеции ассоциированы с водорослями рода *Trentepohlia*. Апотеции мелкие, 0.37–0.49 мм выс., черные, блестящие, без налета. Головки апотециев линзовидные, 0.12–0.25 мм в диам. Эпитеций тонкий, зеленоватый. Гипотеций зеленова-

тый, около 100 мкм выс. Эксципул 7–16 мкм толщ., состоит из периклиально ориентированных зеленоватых гиф. Ножки апотециев прямые, 0.05–0.07 мм в диам. Центральная часть ножки состоит из светло-зеленоватых, в основном периклиально ориентированных гиф. Снаружи ножка покрыта слоем коричневых склеротизированных гиф, около 8 мкм толщ. Все части апотециев К–, Н–. Сумки 34–39 × 3.3–3.7 мкм, цилиндрические. Апикальное утолщение сумок имеет узкий канал. Споры одноклеточные, эллипсоидные, зеленовато-коричневые, 5–7 × 2–3 мкм, с гладкой оболочкой.

Иллюстрации: Tibell (1998c).

Таксономические особенности. Характеризуется мелкими черными апотециями, одноклеточными зеленовато-коричневыми эллипсоидными спорами с гладкой оболочкой, негативной реакцией с К и Н, а также обитанием на слоевище *Lecanactis abietina*. Близок к *C. nana*, однако последний отличается коричневыми веретеновидными орнаментированными спорами и, кроме того, встречается почти исключительно на коре хвойных деревьев.

Экология и распространение. Сапрофит-паразит на слоевище *Lecanactis abietina*, на коре и древесине *Nothofagus* spp. в затененных местообитаниях. До последнего времени был известен только из умеренных регионов Южной Америки (Tibell, 1998c).

Исследованные образцы. **Аргентина.** Голотип (UPS). **Великобритания.** Wales, Cardiganshire, Coedemor national nature reserve, 1966, Orange, n° 10967 (UPS).

Примечание. *C. australis* обнаружен в гербарии из Великобритании, когда настоящая рукопись была подготовлена к печати, поэтому вид не включен в эколого-географический анализ.

4. *Chaenothecopsis brevipes* Tibell, Symb. Bot. Upsal. 27, 1: 119 (1987).

Т и п : Новая Зеландия, «South Island, Fiordland National Park», на слоевище *Arthonia*, на коре *Nothofagus* sp., 1981, Tibell, n° 10506 (UPS: голотип).

Апотеции на коротких ножках или почти сидячие, (0.10) 0.12–0.18 (0.20) мм выс., черные, без налета, часто сгруппированы по 3–8 экземпляров. Головки апотециев от полусферических до линзовидных, (0.10) 0.16–0.24 (0.28) мм в диам. Эпитеций тонкий и светлый. Гипотеций 55–85 мкм выс., зеленовато-коричневый, состоит из светлых беспорядочно переплетенных гиф. Эксципул хорошо развит, 20–30 мкм толщ., коричневый или красновато-коричневый, состоит из 2–3 слоев изодиаметрических толстостенных клеток 3–4 мкм в диам. При действии К коричневый оттенок эксципула усиливается, все остальные части апотециев К–, Н–. Ножки апотециев прямые, (0.05) 0.05–0.08 (0.10) мм в диам., черные. Ножка состоит из красновато-коричневых, беспорядочно переплетенных гиф, основание ножки имеет более красный оттенок, чем верхняя часть. Сумки (40.0) 41.5–47.6 (50.0) × (2.5) 2.7–3.3 (3.8) мкм, цилиндрические. Апикальное утолщение сумок имеет узкий канал. Споры расположены в сумках в 1 ряд, ориентированы периклиально, иногда наклонно по отношению к оси сумки, 2-клеточные, эллип-

соидные, коричневые, (6.0) 6.5–7.2 (7.5) × (1.8) 2.2–3.0 (3.3) мкм. Поверхность спор с орнаментом в виде равномерно расположенных ареол, почти не различимых под световым микроскопом.

Иллюстрации: Tibell (1987b), Tibell, Ryman (1995); рис. 29 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется мелкими апотециями, сидячими или на коротких ножках, часто сгруппированными вместе по несколько экземпляров, строением эксципула, состоящего из изодиаметрических клеток, и обитанием на *Arthonia* spp. Вид близок к *C. retinens*, однако последний имеет другое строение эксципула, состоящего из удлинённых клеток, красный эпитеций и более мелкие споры. Кроме того, *C. retinens* обитает на слоевище *Schismatomma*.

Экология и распространение. Паразит на слоевище и плодовых телах *Arthonia* и *Lecanactis*. Встречается в затенённых местообитаниях на коре лиственных, реже хвойных деревьев. Был собран в Евразии на *Abies fabri*, *Acer trautvetteri*, *Acer* spp., *Phellodendron amurense*, *Quercus* sp., а также на коре *Nothofagus* sp., *Podocarpus* sp. и *Metrosideros* sp. в Новой Зеландии и Южной Америке и на коре *Acer* sp. и *Thuja* sp. в Северной Америке. Высота: 60–3000 м над ур. м. Редкий вид, первоначально описанный из Новой Зеландии (Tibell, 1987b), *C. brevipes* был найден позднее в нескольких местонахождениях на востоке Северной Америки (Selva, 1988), российском Дальнем Востоке (Titov, Tibell, 1993), в Испании (Tibell, Ryman, 1995), на Кавказе (Titov, 1998), в Южной Америке (Tibell, 1998c) и Китае (Titov, 2000; Вэй, Титов, 2001).

Исследованные образцы. **Китай.** Сычуань, Тибетский автономный округ, восточный склон горы Гонгга, 1998, Титов, n° 6548 (LE, L-HMAS). **Новая Зеландия.** South Auckland, Urewera National Park, 22 km SE of Ruatahuna, 1.5 km S of Lake Waikareiti, 1981, Tibell, n° 12988 (UPS); Wellington, Tongariro National Park, 7 km NE of Ohakune, at turn-off to Biyth Track, 1986, Tibell, n° 16594 (UPS); Otago, 7 km S of Owaka, Hinahina State Forest, close to Mill Creek Road, 1981, Tibell, n° 10225 (UPS). **Россия.** Северный Кавказ: Краснодарский край, Адыгейская АО, Мезмай, 1993, Титов, n° 4543 (LE). Дальний Восток: Приморский край, Уссурийский р-н, Уссурийский заповедник, 1984, Титов, n° 1518 (LE, UPS). **США.** Maine, Trout Brook Township, 1997, Tibell, n° 21525 (UPS). **Япония.** Hokkaido, Ishikari, Kamikawa-gun, 1995, Thor, n° 14651 (UPS).

5. *Chaenothecopsis caespitosa* (Phillips) D. Hawksw., Trans. Brit. Mycol. Soc. 74, 3: 650 (1980).

Базионим: *Sphinctrina caespitosa* Phillips, Gard. Chron., n.s. 4: 165 (1875).

Т и п: Великобритания, «Hereford», 1874, Morris (К: голотип — non vidi; UPS: изотип).

Синонимы:

Xylobotrium caespitosum (Phillips) A.L. Sm., Trans. Brit. Mycol. Soc. 3: 331 (1912). — *Embolidium caespitosum* (Phillips) Dennis, Brit. Ascomyc.: 40 (1981).

Фотобионт отсутствует. Апотеции длинные, черные, без налета, 2–4 мм выс., сгруппированы по несколько вместе, нередко на одной ножке образуется несколько головок. Головки апотециев от обратноконических до субсферических, 0.2–

0.3 мм в диам. Ножки изогнутые, 0.04–0.06 мм в диам. Сумки (30.0) 46.6–52.0 (60.0) × (3.0) 3.3–4.0 (4.0) мкм, цилиндрические или узкобулавовидные. Апикальное утолщение ползурелых сумок пронизано тонким каналом, расширяющимся в процессе созревания сумок. Споры расположены в сумках в 1 ряд, ориентированы периклинально или слегка наклонно по отношению к оси сумки, 2-клеточные, эллипсоидные, темно-коричневые, 9–14 × 3–4 мкм, с гладкой оболочкой.

Иллюстрации: Dennis (1981); рис. 30 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется длинными, черными, сгруппированными по несколько вместе, разветвленными апотециями, образующими плотную корку на поверхности субстрата, а также темными 2-клеточными спорами. Близок к двум другим редким видам, обитающим на экссудатах поврежденных деревьев, — *C. tristis* и *Mycocalicium sequoiae*, также образующим плотную корку из сгруппированных разветвленных апотециев, однако отличается от них 2-клеточными спорами.

Экология и распространение. Сапрофит на разложившихся плодовых телах грибов, предположительно рода *Polyporus*. Известен только из типового местонахождения в западной Англии (Phillips, 1875). Более поздние упоминания об этом виде основаны на типовом материале (Smith, 1912; Dennis, 1981; Hawksworth, 1980; Purvis et al., 1992).

Исследованные образцы. **Великобритания.** Изотип (UPS).

6. *Chaenothecopsis caucasica* Titov sp. nov.

Algae in substrato absentes. Apothecia parva, 0.12–0.3 mm alta, nigra, epruinosa. Capitula apotheciorum hemisphaerica vel lenticularia, nigra, 0.07–0.25 mm diametro. Hymenium et hypothecium pallida. Excipulum bene evolutum, ut strata exteriora parties stipitis superiore continuata, e hyphis periclinalibus constans, 6–10 µm crassum. Stipes rectus, 0.05–0.07 mm diametro, e hyphis periclinaliter ordinatis formatus. Asci 27.5–33.5 × 3–3.8 µm, cylindrici vel anguste clavati. Asci seminaturs apice canali penetrato. Sporae eseptatae, anguste ellipsoideae, brunneae, 4.5–6.5 × 2.2–2.6 µm, maturae laeves. Apothecia tota K–, H–.

Т и п: Азербайджан, Зангеланский р-н, Басутчайский заповедник, высота около 800 м над ур. м., на коре *Platanus orientalis*, 1987, Титов, n° 1422 (LE).

Фотобионт отсутствует. Апотеции мелкие, (0.12) 0.15–0.21 (0.30) мм выс., черные, блестящие, без налета. Головки апотециев от линзовидных до полусферических, относительно широкие, (0.05) 0.07–0.15 (0.25) мм в диам. Эпитеций тонкий, коричневый, 4–6 мкм толщ. Гимений и гипотеций светлые, содержат многочисленные бесцветные кристаллы. Эксципул хорошо развит, 6–10 мкм толщ., сформирован как продолжение наружных слоев ножки, коричневый, состоит из 5–6 слоев периклинально ориентированных гиф. Ножки апотециев прямые, (0.02) 0.02–0.04 (0.05) мм в диам., состоят из беспорядочно переплетенных, в целом периклинально ориентированных гиф, более светлых в центральной части. Гифы наружной части ножки коричневые и ориентированы в большей степени антикли-

нально по отношению к поверхности ножки. Все части апотециев К–, Н–. Сумки (26.0) 27.5–33.5 (40.0) × (2.8) 3.0–3.8 (4.0) мкм, цилиндрические или узкобулавовидные, иногда бесформенные. Апекс сумок сильно утолщен, 6–8 мкм дл., пронизан тонким каналом. Споры расположены в сумках в один, иногда в два ряда, периклиально или наклонно ориентированы, одноклеточные, узкоэллипсоидные, коричневые, (4.0) 4.5–6.5 (8.0) × (2.0) 2.2–2.6 (3.0) мкм. Оболочка спор гладкая под световым микроскопом, под СЭМ заметен слабо развитый орнамент.

Иллюстрации: рис. 31 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется мелкими черными апотециями, короткими ножками апотециев и относительно широкими головками, одноклеточными коричневыми эллипсоидными спорами с гладкой оболочкой, наличием бесцветных кристаллов в гимении и гипотеции, негативной реакцией с К и Н, а также обитанием на коре *Platanus orientalis*. *C. nana*, один из наиболее широко распространенных в мире видов, также характеризуется мелкими апотециями, одноклеточными коричневыми спорами и негативной реакцией с К и Н, однако отличается от *C. caucasica* более высокими апотециями со слабо развитым эксципулом и более крупными веретеновидными орнаментированными спорами. Кроме того, *C. nana* встречается в Голарктике главным образом на коре хвойных деревьев.

Экология и распространение. Сапрофит на коре *Platanus orientalis*. Известен только из реликтовых платановых лесов Закавказья. Встречается в сухих и открытых местообитаниях. Высота: 400–800 м над ур. м.

Исследованные образцы: **Азербайджан**. Талыш, Астаринский р-н, Сым, 1987, Титов, п° 1422 (LE: голотип), 1447 (LE).

7. *Chaenothecopsis consociata* (Nádv.) A.F.W. Schmidt, Mitt. Staatsinst. Allg. Bot. Hamburg, 13: 148 (1970).

Базиним: *Calicium consociatum* Nádv., Stud. Bot. Čech. 5: 10 (1942).

Т и п : Словакия, «V. Tatry, Štrba-See, an Rinde von *Larix*, 1400 m», 1935, Nádvorník (BRA: лектотип, предложен Tibell, Titov, Lisická, 2003); Китай, Юньнань, 1933, Handell-Mazetti (W: паратип).

Апотеции обычно средних размеров, (0.6) 0.8–0.9 (1.5) мм выс., черные, блестящие, головки снизу иногда с красноватым оттенком. Головки апотециев от субсферических до линзовидных, часто бесформенные, (0.10) 0.15–0.20 (0.40) мм в диам. Эпитеций тонкий, красновато-коричневый. Гимений светлый. Гипотеций 40–60 мкм выс., красновато-коричневый, содержит многочисленные гранулы желтовато-красного пигмента. Эксципул 10–15 мкм толщ., сформирован как продолжение наружных слоев ножки, красновато-коричневый, состоит из беспорядочно переплетенных, в целом периклиально ориентированных гиф, также содержит гранулы желтовато-красного пигмента. Ножки апотециев прямые, (0.04) 0.05–0.06 (0.07) мм в диам., черные, блестящие. Ножка состоит из переплетенных желатинизированных гиф, светлых в центральной части и коричневых в наружной части ножки. Под воздействием К апотеции сильно разбухают, при этом все части

апотециев, содержащие красный пигмент, приобретают стабильное ярко-зеленое окрашивание, однако при добавлении Н реакция прекращается и первоначальная окраска восстанавливается. Сумки (30.0) 35.5–41.5 (45.0) × (3.0) 3.2–3.4 (3.5) мкм, цилиндрические. Апикальное утолщение сумок имеет узкий канал. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклиально или слегка наклонно ориентированы. Споры 2-клеточные, эллипсоидные, светло-коричневые, (6.0) 6.8–8.2 (9.2) × (2.0) 2.4–2.6 (3.0) мкм. Перегородка спор менее контрастная, чем клеточная стенка. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая, под СЭМ слегка орнаментирована.

Иллюстрации: Schmidt (1970b), Титов (1986c), Tibell (1999); рис. 32 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется 2-клеточными спорами с гладкой оболочкой и тонкой слабо пигментированной перегородкой, присутствием в апотециях красного пигмента, К+ реакцией, анатомией аскокарпа и обитанием на слоевище *Chaenotheca chrysocephala*. Близок к *Chaenothecopsis viridireagens*, от которого отличается только экологией и несколько более крупными спорами.

Экология и распространение. Паразит-парасимбионт на слоевище *Chaenotheca chrysocephala*, обычно на коре и древесине хвойных, реже лиственных деревьев, во влажных местообитаниях в бореально-неморальной зоне. При появлении апотециев *Chaenothecopsis consociata* на слоевище *Chaenotheca chrysocephala* последний нередко находится в угнетенном состоянии и не образует собственных плодовых тел. Был собран на *Abies fabri*, *A. nordmanniana*, *A. nephrolepis*, *A. sachalinensis*, *Alnus* spp., *Betula* spp., *Fagus orientalis*, *Larix gmelinii*, *L. sibirica*, *Picea abies*, *P. ajanensis*, *Pinus sibirica*, *Quercus* spp., *Salix* spp., *Tsuga* spp. Высота: 400–3500 м над ур. м. Несмотря на редкие упоминания в литературе о нахождении этого вида, *C. consociata*, вероятно, широко распространен в лесной зоне Северного полушария, но ранее пропускался исследователями. Ареал *C. consociata* связан с ареалом повсеместно распространенного вида *Chaenotheca chrysocephala*, однако на образцах *C. chrysocephala*, собранных в XIX веке, *Chaenothecopsis consociata* не обнаружен (Tibell, 1980a). Возможно, *C. consociata* активно распространяется только в последнее время, что, вероятно, связано с ухудшением экологической обстановки и, соответственно, уменьшением сопротивляемости слоевища *Chaenotheca chrysocephala*. *Chaenothecopsis consociata* отмечен для Скандинавии (Tibell, 1999), Прибалтики (Randlane, Saag, 1999), Центральной Европы (Schmidt, 1970b; Nowak, Tobolewski, 1975; Wirth, 1995; Groner, 2006), Словакии (Nádvorník, 1942a), севера европейской части России (Пыстина, 1996; Хермансон, 1997; Гимельбрант, Мусякова, Титов, 2001a), Ленинградской обл. (Кузнецова, Гимельбрант, 2002), Сибири (Седельникова, 1990, 2001; Титов, 1990a; Урбанавичене, 1998; Воронюк, Макрый, 2002), Дальнего Востока (Titov, Tibell, 1993; Вэй, Титов, 2001) и Юго-Восточной Азии (Nádvorník, 1942a; Titov, 2000). Известен из Северной Америки (Tibell, 1975; Goward, 1999; Peterson, Rikkinen, 1999).

Исследованные экзипаты. Tibell: Cal. exs. 34, 135, 209 (LE, H, UPS); Vězda: Lich. sel. exs. 1301 (LE).

Исследованные образцы. **Австрия.** Tirol, Ammergebirge, 1971, Tibell, n° 4542 (UPS). **Германия.** Bayern, Ammergauern Alpen, 1971, Tibell (UPS). **Грузия.** Боржомский р-н, пос. Тадзиси, 1983, Титов, n° 1378 (LE); Абхазия, Гудаутский р-н, оз. Рица, 1988, Титов, n° 1496 (LE). **Китай.** Гирин, заповедник Чангбайшан, 1984, Титов, n° 5165 (LE); Сычуань, Тибетский авт. округ, гора Гонгга, 1998, Титов, n° 6612 (LE). **Польша.** Woj. Nowosadeckie, Karpaty, Gorce, 1964, Glanc, n° 28527 (KRAM-L); Turbacz, 1964, Glanc, n° 28526 (KRAM-L), 1966, Glanc, n° 28565 (KRAM-L); Woj. Bielskie, Beskid Zywirski, 1967, Nowak, n° 19375 (KRAM-L). **Россия.** *Европейская часть:* Ленинградская обл., Тихвинский р-н, 1980, Титов, n° 7 (LE). *Северный Кавказ:* Краснодарский край, Адыгейская АО, Апшеронский р-н, Камышанова поляна, 1982, Титов, n° 471, 483, 488 (LE). *Сибирь:* Саяны, Саяно-Шушенский заповедник, 1984, Титов, n° 920, 1001 (LE). *Дальний Восток:* Хабаровский край, Верхне-Буреинский р-н, Буреинский заповедник, 1990, Титов, n° 3123, 3283, 3284, 3469, 3519, 3521, 3605, 3613, 3626, 3734 (LE); Приморский край, Лазовский р-н, Лазовский заповедник, 1991, Tibell, n° 19231 (UPS); Сахалинская обл., о. Кунашир, 1989, Титов, n° 2394, 2691 (LE). **Румыния.** Bucegi Mts., 1969, Tibell, n° 4014 (UPS). **Словакия.** Vysoke Tatry, 1988, Tibell, n° 18075 (UPS). **Финляндия.** Alandia, Gieta, 1993, Pykala, n° 12150 (H); Karelia borealis, Rautavaara, 1967, Vitikainen, n° 3610 (H); Regio aboensis, Nummi-Pusula, 1993, Pykala, n° 11545 (H); Karkkila, 1993, Pykala, n° 11713 (H); Tavastia australis, Lammi, 1987, Kuusinen, n° 1094 (H). **Швейцария.** Helvetica, Bern, 1971, Tibell (UPS). **Швеция.** Värmland, 1978, Muhr, n° 881 (UPS).

8. *Chaenothecopsis debilis* (Turn. et Borr. ex Sm.) Tibell, Symb. Bot. Upsal. 21, 2: 45 (1975).

Базионим: *Calicium debile* Turn. et Borr. ex Sm. in Sm. et Sowerby, Engl. Bot. 35: tab. 2462 (1813).

Т и п : Великобритания, «*Calicium debile* Lich. Brit., Henfield. Old timber buildings, often spreading very widely» (BM: голотип — non vidi).

Синонимы:

Calicium plumbeatum Norm., Öfvers. Förh. Kongl. Svenska Vetensk.-Akad. 41, 8: 34 (1884). — Т и п : Норвегия, 1880, Norman (UPS: изотип).

Embolodium inaequatum Vain., Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. 57 (1): 60 (1927). — Т и п : Финляндия, «Satakunta, Kallfjard», 1859, Malmgren (H: голотип).

Embolidium violaceum Räs., Arch. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo, 5: 28 (1950). — Т и п : Финляндия, «Nylandia, Helsing, Hensiksdal», 1948, Fagerström (H: голотип).

Фотобионт отсутствует. Апотеции сильно варьируют в размерах, (0.5) 0.9–1.2 (1.5) мм выс., черные, блестящие. Головки апотециев от субсферических до линзовидных, (0.10) 0.15–0.30 (0.40) мм в диам., иногда на нижней поверхности головка покрыта слоем тонких светлых гиф, создающих впечатление белого налета. Эпитеций тонкий, красновато-коричневый. Гимений светлый. Гипотеций 80–100 мкм выс., зеленоватый. Эксципул 15–30 мкм толщ., сформирован как продолжение наружных слоев ножки, красновато-коричневый, состоит из нескольких слоев переплетенных, в целом периклиально ориентированных гиф, иногда эксципул плохо развит. Ножки апотециев прямые, (0.04) 0.06–0.08 (0.10) мм

в диам., черные, блестящие, иногда с красноватым оттенком. Ножка состоит из переплетенных, анастомозирующих гиф, в целом периклиально ориентированных, светло-фиолетовых в центральной части и красновато-коричневых в наружной части ножки. Под воздействием К цвет ножки интенсифицируется, становится серовато-красным, другие части аскокарпа К—. При действии Н зеленоватый цвет гипотеция интенсифицируется, ножка становится фиолетово-красной, другие части аскокарпа Н—. Сумки (35.0) 44.6–50.4 (55.0) × (2.4) 3.0–3.2 (3.5) мкм, цилиндрические. Апикальное утолщение сумок имеет узкий канал. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклиально или слегка наклонно ориентированы, 2-клеточные, эллипсоидные, светло-коричневые, (6.0) 7.2–8.8 (10.0) × (2.0) 2.4–2.8 (3.5) мкм. Перегородка спор четко различима, такой же контрастности, как оболочка. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая, под СЭМ слегка ареолированная.

Иллюстрации: Tibell (1975); рис. 33 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется 2-клеточными спорами с гладкой оболочкой и хорошо пигментированной перегородкой, относительно длинными сумками, красноватым эпитецием и эксципулом, зеленоватым гипотецием и реакцией ножки с Н. Большинство образцов *C. debilis* с крупными, черными плодовыми телами и выраженными реакциями аскокарпа легко идентифицировать, однако характерные для *C. debilis* признаки в некоторых популяциях очень сильно варьируют. Так, некоторые образцы, в основном собранные на коре *Populus* spp., имеют беловатые гифы снизу эксципула, создающие впечатление белого налета, и таким образом внешне сильно отличаются от типичных образцов *C. debilis*, напоминая *C. transbaikalica* и *C. sanguinea*; последние, однако отличаются отсутствием реакции с Н. Кроме того, у *C. sanguinea* слабо пигментирована перегородка спор. Если количество пигмента в ножке незначительно, реакция с Н не наблюдается и данный образец легко спутать с *C. pusilla*, от которого *C. debilis* отличается более длинными сумками и более контрастной перегородкой спор. *C. vainioana* также характеризуется зеленоватым гипотецием, красноватым эпитецием, эксципулом и наружными слоями ножки, однако отличается другой реакцией ножки с Н.

Экология и распространение. Сапрофит на сухой древесине, реже коре многих хвойных и лиственных деревьев, как правило, не в ассоциации с другими калициоидными лишайниками и грибами, часто в сухих и открытых местообитаниях, от холодно-умеренных до субтропических широт. Был собран на *Abies fabri*, *A. nephrolepis*, *A. nordmanniana*, *Acer vetulinum*, *A. trautvetteri*, *Betula costata*, *Fagus orientalis*, *Fraxinus* spp., *Larix* sp., *Picea ajanensis*, *Pinus koraiensis*, *Populus davidiana*, *P. suaveolens*, *Quercus mongolica*, *Tilia* sp., *Tsuga chinensis*. Высота: 400–3500 м над ур. м. Широко распространен в обоих полушариях. Отмечен для Скандинавии (Tibell, 1999), Прибалтики (Randlane, Saag, 1999), Великобритании (Purvis et al., 1992), Италии (Nimis, 1993), Испании (Sarrion et al., 1999), Швейцарии (Groner, 2006), Украины (Титов, 1983в, 1998а), Центральной России

(Преснякова, 2001), Сибири (Воронюк, Макрый, 2002), Дальнего Востока (Titov, Tibell, 1993; Вэй, Титов, 2001), Камчатки (Нешатаева, Гимельбрант, Кузнецова, Чернядьева, 2002; Titov, Kuznetsova, Himelbrant, 2004), Юго-Восточной Азии (Titov, 2000), Северной (Tibell, 1975; Selva, 1988; Goward, 1999; Peterson, Rikkinen, 1999) и Южной Америки (Tibell, 1998с), а также для Австралии (Tibell, 1987b).

Исследованные экзикаты. Navaas: Lich. exs. Norv. 1 — как *Calicium norvegicum* (H); Tibell: Cal. exs. 34, 136, 210 (LE).

Исследованные образцы. **Азербайджан.** Талыш: Астаринский р-н, Сым, 1987, Титов, n° 1446 (LE); Ленкоранский р-н, Вышникеш, 1987, Титов, n° 1427 (LE). **Великобритания.** Scotland, Easternness, 1985, Coppins, n° 11128 (UPS). **Венгрия.** Borsod-Abauj-Zemlen, Bukk Mts., 1994, Tibell, n° 20002 (UPS); Heves, 1994, Tibell, n° 19992 (UPS). **Грузия.** Абхазия, Гудаутский р-н, оз. Рица, 1988, Титов, n° 1539, 1568 (LE). **Испания.** Navarra, canyon of river Arbayun, 1987, Etayo (UPS). **Канада.** British Columbia, Glaciator national park, 1972, Tibell, n° 4986 (UPS). **Китай.** Гирин, заповедник Чангбайшан, 1984, Титов (LE); Синцзян, 1998, Титов, n° 6354 (LE); Сычуань, Тибетский авт. округ, гора Гонгга, 1988, Титов, n° 6558, 6592, 6596 (LE), 1999, Титов, n° 6665, 6715 (LE). **Новая Зеландия.** Nelson, Nelson Lake National Park, 1990, Tibell, n° 19075 (UPS). **Норвегия.** Nordland, 1977, Degelius (UPS). **Россия.** *Северный Кавказ:* Краснодарский край, Адыгейская АО, Апшеронский р-н, Камышанова поляна, 1982, Титов, n° 450, 464, 482, 525 (LE); Майкопский р-н, Гузерицкая, плато Абаго, 1993, Титов, n° 4532 (LE). *Сибирь:* Бурятия, Байкальский заповедник, 1983, Титов, n° 717, 2810 (LE); Баргузинский заповедник, 1983, Титов, n° 665 (LE). *Дальний Восток:* Хабаровский край, Верхне-Буреинский р-н, Буреинский заповедник, 1990, Титов, n° 3528 (LE); Приморский край, Лазовский р-н, Лазовский заповедник, 1990, Титов, n° 3955, 4070, 4077, 4078, 4079, 4080, 4212, 4214, 4224, 4229, 4518 (LE), 1991, Tibell, n° 19318, 19332, 19336, 19339, 19343 (UPS); Уссурийский р-н, Уссурийский заповедник, 1984, Титов, n° 2950, 4446 (LE); Хасанский р-н, заповедник «Кедровая падь», 1990, Титов, n° 4484 (LE); Камчатка, Усть-Большерецкий р-н, 2002, Гимельбрант (LECB). **Словакия.** Jovsa, 1914, Szatala (BP). **США.** Virginia, Pocahontas Co., Monongahela National Forest, 1976, Buck, n° 963 (UPS). **Украина.** Закарпатская обл., г. Печеринск, 1961, Ромс (KW); Ubrezs, 1914, Szatala (BP); Крым, Алуштинский р-н, Крымское заповедно-охотничье хозяйство, 1956, Копачевская (KW), 1989, Титов, n° 2163 (LE). **Финляндия.** Alandia, 1935, Räsänen (H); Nylandia, 1994, Pykala, n° 15324, 15344 (H); Satakunta, Kallfjard, 1859, Malmgren (H); Regio aboensis, Kustavi, 1975, Alava, n° 15049 (UPS); Savonia borealis, 1994, Naikonen, n° 126034 (H). **Чехия.** Moravia, Hradek, 1922, Suza, n° 632173 (KRAM-L, PR). **Швеция.** Bondkyrke, 1946, Fagorström (H); Dalarna, Lima par., 1980, Löfgren, n° 1070 (UPS); Jämtland, Offerdal par., 1975, Tibell, n° 6291 (UPS), Jämtland, Fors par., 1977, Tibell, n° 7274 (UPS); Uppland, 1946, Fagorström (H); Uppland, Uppsala, 1852, Fries (UPS); Uppland, 1941, Ahlner (UPS); Värmland, 1978, Muhr, n° 881 (UPS); Västerbotten, Vindeln par., 1989, Tibell, n° 18580 (UPS); Västerbotten, Asele par., 1989, Tibell, n° 18682 (UPS).

9. *Chaenothecopsis dolichocephala* Titov in Tibell et Titov, Bryologist, 98, 4: 551 (1995).

Т и п : Россия, Дальний Восток, Приморский край, Хасанский р-н, заповедник «Кедровая падь», около 400 м над ур. м. На смоле *Abies holophylla*, 1990, Титов, n° 4458 (LE: голотип; Н, М, UPS: изотипы).

Фотобионт отсутствует. Апотеции (0.70) 0.84–1.16 (1.28) мм выс., черные, блестящие. Головки молодых апотециев от субсферических до обратноконических, взрослых — обратнотупцевидные, (0.08) 0.10–0.20 (0.25) мм в диам. Эпитеций тонкий. Гимений и гипотеций светлые, содержат многочисленные бесцветные кристаллы. Эксципул сформирован как продолжение наружных слоев ножки, хорошо развит, 10–15 мкм толщ., коричневый, состоит из 4–5 слоев периклиально ориентированных гиф. Ножки апотециев прямые или изогнутые, иногда разветвленные, (0.05) 0.06–0.08 (0.08) мм в диам. Ножка состоит из периклиально ориентированных гиф, коричневых в наружной части и светлых или зеленоватых, более беспорядочно переплетенных во внутренней части ножки. Гифы центральной части ножки темнее гиф гипотеция. В свежем материале головки апотециев приобретают яркий красный цвет при действии К, ножки становятся желтовато-коричневыми, при этом реакция быстро проходит. Все части апотециев Н–. В материале 3–4-летнего возраста реакции отсутствуют. Сумки (50.0) 60.5–71.5 (75.0) × (3.8) 4.1–5.1 (5.5) мкм, цилиндрические. Апикальное утолщение ползурелых сумок имеет узкий канал, слабо заметный под световым микроскопом, у зрелых сумок канал расширяется, что приводит к исчезновению апикального утолщения. Споры расположены в сумках в один ряд, периклиально или наклонно ориентированы, 2-клеточные, узкоэллипсоидные, светло-коричневые, (8.0) 8.8–12.0 (12.5) × (2.5) 3.0–3.8 (4.0) мкм. Оболочка спор с орнаментом в виде беспорядочно расположенных субэллипсоидных элементов с плоской поверхностью, хорошо различимых под СЭМ, под световым микроскопом орнамент почти не виден.

Иллюстрации: Tibell, Titov (1995); рис. 34 (вклейка).

Таксономические особенности. Легко идентифицируется по относительно крупным апотециям с узкими и удлинёнными головками, длинным сумкам, крупным орнаментированным спорам, строению аскокарпа, К+ реакции апотециев, а также обитанию на смоле хвойных деревьев. У образцов 3-летней давности К+ реакция апотециев может не наблюдаться, в таких случаях образцы *C. dolichocephala* похожи на *C. golubkovae* — вид, нередко встречающийся вместе с *C. dolichocephala* на смоле хвойных деревьев и также имеющий длинные сумки и крупные споры, однако *C. golubkovae* отличается строением эксципула, состоящего из изодиаметрических клеток, и гладкой оболочкой спор.

Экология и распространение. Встречается на смоле хвойных деревьев в затененных и открытых местообитаниях в холодно-умеренных широтах. Собран на видах *Abies*, *Picea*, *Pinus*. Высота: 0–1000 м над ур. м. Известен только с Дальнего Востока (Tibell, Titov, 1995; Вэй, Титов, 2001), где является одним из наиболее распространенных видов в кедрово-широколиственных лесах.

Исследованные образцы. **Китай.** Гирин, 1994, Титов, n° 5018, 5138, 5139, 5152, 5158 (LE). **Россия.** *Дальний Восток:* Хабаровский край, Верхне-Буреинский р-н, Буреинский заповедник, 1990, Титов, n° 3597 (LE), Хабаровский р-н, Большехецирский заповедник, 1990, Титов, n° 4276 (LE); Приморский край, Лазовский р-н, Лазовский заповедник, 1990,

Титов, n°n° 3868, 3873, 3956, 4075, 4163, 4169, 4222, 4226, 4232, 4494, 4499, 4500, 4524 (LE), 1991, Tibell, n°n° 19281, 19329, 19341 (UPS), Хасанский р-н, заповедник «Кедровая падь», 1990, Титов, n°n° 4471, 4458 (LE: голотип), 4477 (LE), Уссурийский р-н, Уссурийский заповедник, 1990, Титов, n°n° 4420, 4441, 4452 (LE); Сахалинская обл., о. Кунашир, 1989, Титов, n°n° 2587, 2768, 2782 (LE).

10. *Chaenothecopsis edbergii* Selva et Tibell, Bryologist, 102, 3: 381 (1999).

Т и п : Канада, «British Columbia, Robson Valley, 1995, Selva, n° 6297a (UMFK: голотип — non vidi).

Фотобионт отсутствует. Апотеции сильно варьируют в размерах, взрослые апотеции 0.5–1.5 мм выс., черные, с зеленоватым налетом в верхней части ножки и на нижней поверхности экципула. Головки апотециев от линзовидных до полусферических, 0.15–0.30 мм в диам., черные. Эпитеций, гимений и гипотеций светлые. Экципул сформирован как продолжение наружных слоев ножки, 15–20 мкм толщ., коричневый, состоит из периклинально ориентированных, толстых склеротизированных гиф. Ножки апотециев прямые или изогнутые, 0.05–0.07 мм в диам., черные, с гладкой поверхностью, состоят из темно-коричневых, склеротизированных, беспорядочно переплетенных гиф, ориентированных в основном периклинально. Все части апотециев К–, Н–. Сумки 40–50 × 3–4 мкм, цилиндрические, имеют апикальное утолщение около 2–3 мкм выс., пронизанное каналом треугольной формы, хорошо заметным под световым микроскопом у полужрелых сумок. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклинально ориентированы, 2-клеточные, удлинено-эллипсоидные, коричневые, 7–10 × 3–4 мкм. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая, под СЭМ виден орнамент в виде субэллипсоидных элементов с плоской поверхностью.

Иллюстрации: Selva, Tibell (1999); рис. 35 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется относительно крупными апотециями, покрытыми зеленоватым налетом, длинными сумками, коричневыми 2-клеточными спорами с гладкой оболочкой, строением аскокарпа, а также обитанием на смоле хвойных деревьев. Некоторые образцы *C. eugenia* с черными и гладкими ножками апотециев, также обитающего на смоле хвойных деревьев, внешне похожи на *C. edbergii*, однако *C. eugenia* отличается анатомией аскокарпа, более светлыми спорами и наличием реакции с К.

Экология и распространение. Встречается на смоле *Tsuga canadensis* и *T. heterophylla*, в затененных местообитаниях. Известен из западной Северной Америки от штата Британская Колумбия до Орегона (Selva, Tibell, 1999; Goward, 1999).

Исследованные образцы. **Канада.** Изотип (UPS). **США.** Oregon, Tillamook Co., 1988, Peterson (UPS).

11. *Chaenothecopsis epithallina* Tibell, Symb. Bot. Upsal. 21, 2: 45 (1975).

Т и п : Швеция, «Dalarna, Harma National Park, alt. 415 m, on decorticated trunk», 1973, Tibell, n° 5449 (UPS: голотип).

Апотеции средних размеров, (0.6) 0.7–0.9 (1.2) мм выс., черные, блестящие, головки снизу иногда с красноватым оттенком. Головки апотециев от субсфери-

ческих до линзовидных, часто бесформенные, (0.10) 0.12–0.14 (0.16) мм в диам. Эпитеций тонкий, около 5 мкм толщ., светлый. Гимений светлый. Гипотеций 40–60 мкм выс., зеленый. Экципул сформирован как продолжение наружных слоев ножки, 10–15 мкм толщ., красновато-коричневый, состоит из периклинально ориентированных гиф. Ножки апотециев прямые, 0.07–0.08 мм в диам., черные, блестящие. Ножка состоит из параплектенхимной ткани или беспорядочно переплетенных гиф, желатинизированных и светлых в центральной части и коричневых в наружной части ножки. Все части апотециев К–, при действии Н ножка приобретает красный оттенок. Сумки 33–37 × 2.2–2.5 мкм, цилиндрические. Апикальное утолщение сумок имеет узкий канал. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклинально или слегка наклонно ориентированы, 2-клеточные, эллипсоидные, светло-коричневые, 5.5–6.5 × 2.0–2.3 мкм. Перегородка спор менее контрастная, чем клеточная стенка. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая, под СЭМ слегка орнаментирована.

Иллюстрации: Tibell (1975); рис. 36 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется 2-клеточными спорами с гладкой оболочкой и тонкой слабо пигментированной перегородкой, зеленоватым гипотецием, отсутствием реакции с К, анатомией аскокарпа и обитанием на слоевище *Chaenotheca trichialis*. *Chaenothecopsis epithallina* легко принять за *C. pusilla* — крайне полиморфный и широко распространенный вид. *C. pusilla* также характеризуется 2-клеточными спорами с гладкой оболочкой и тонкой, слабо пигментированной перегородкой, однако отличается часто светлыми у основания ножками и негативной реакцией с К и Н. Кроме того, несмотря на крайне широкую биологическую амплитуду, *C. pusilla* никогда не собирался на слоевище *Chaenotheca trichialis*.

Экология и распространение. Встречается как паразит или парасимбионт на слоевище *Chaenotheca trichialis*, обычно на коре, реже древесине хвойных деревьев, во влажных местообитаниях, в бореально-неморальной зоне. Был собран на *Picea* spp. в Европе, на *Betula* sp. на Камчатке, на *Abies nephrolepis* на Дальнем Востоке, на *Tsuga heterophylla* в Северной Америке и на *T. chinensis* в Сычуани. Высота: 100–1200 м над ур. м. Редкий вид, известен из нескольких местонахождений в Швеции (Tibell, 1975), Прибалтике (Randlane, Saag, 1999), Великобритании (Purvis et al., 1992), Германии (Wirth, 1995), Швейцарии (Groner, 2006), Белоруссии (Голубков, Титов, 1990), Ленинградской обл. (Титов, 1983а), Центральной России (Преснякова, 2001) и севера европейской части России (Херманссон, 1997; Пыстина, 2001; Гимельбрант, Мусякова, Титов, 2001а). Найден на Дальнем Востоке — в Китае (Вэй, Титов, 2001) и на Камчатке (Titov, Kuznetsova, Himelbrant, 2004). Известен также из Канады (Tibell, 1975; Goward, 1999).

Исследованные образцы. **Белоруссия.** Полоцкая низина, 1980, Голубков (LE, MSK). **Великобритания.** Scotland, East Inverness, Rothiemurchus forest, 1976, Tibell, n° 6519 (UPS). **Канада.** Ontario, Simcoe Co., Hillsdale, 1984, Wong, n° 3554 (UPS); British Columbia, Glacier National Park, 1972, Tibell, n°n° 4940, 4996 (UPS). **Китай.** Гирин, 1994, Титов, n°n° 5020, 5128 (LE); Сычуань, гора Гонгга, 1999, Титов, n° 6683 (LE). **Норвегия.** Oppland, Gaustal

hd., 1984, Tibell, n° 1547 (UPS). **Россия.** *Европейская часть:* Республика Коми, Печоро-Илычский заповедник, 2000, Херманссон, n° 10319 (UPS). *Дальний Восток:* Хабаровский край, Верхне-Бурейнский р-н, Бурейнский заповедник, 1990, Титов, n° 3454 (LE). **Словакия.** Vysoke Tatry, 21 km WNW of Tatranska Lomnica, 1988, Tibell, n° 88034 (UPS). **Финляндия.** Regio aboensis, Karjalohja, 1996, Pykala, n° 17129 (H). **Швеция.** Голотип (UPS); Lule Lappmark, Muddas National Park, 1977, Tibell, n°n° 6922, 6945, 6960 (UPS), 1975, Tibell, n° 6255 (UPS); Pite Lappmark, Arvidsjaur par., 1977, Tibell, n°n° 7224, 7238 (UPS); Lycksele Lappmark, Stensele par., 1986, Tibell, n°n° 15896, 15962, 15966 (UPS); Norrbotten, Tarendo par., 1977, Tibell, n° 6843 (UPS); Jämtland, Offerdal par., 1975, Tibell, n° 6283 (UPS), Jämtland, Are parish, 1975, Tibell, n°n° 6202, 6248 (UPS).

12. *Chaenothecopsis eugenia* Titov, Lichenologist, 33, 4 (2001).

Т и п : Китай, Сычуань, Тибетский автономный округ, около пос. Жимей, западный склон горы Гонгга, около 3500 м над ур. м., в пихтово-дубовом лесу, на смоле *Abies forrestii* во влажном и затененном местообитании, 1999, Титов, n° 6698 (L-HMAS: голотип; LE, UPS: изотипы).

Фотобионт отсутствует. Апотеции сильно варьируют в размерах, взрослые апотеции (0.4) 0.6–0.9 (1.5) мм выс., как правило, на длинных, изогнутых ножках, покрытых зеленым налетом в верхней части и светлых у основания. Головки апотециев от линзовидных до полусферических, (0.12) 0.18–0.26 (0.30) мм в диам., черные. Эпитеций зеленовато-коричневый, 5–10 мкм толщ. Гимений и гипотеций светлые, обычно содержат многочисленные бесцветные липидные включения. Эксципул сформирован как продолжение наружных слоев ножки, слабо развит, 10–15 мкм толщ., коричневый, состоит из периклиально ориентированных гиф. Ножки апотециев прямые или изогнутые, (0.05) 0.06–0.08 (0.10) мм в диам., часто покрыты зернистым зеленым налетом. Цвет ножки колеблется от черного до белого, иногда ножки почти прозрачные, однако, как правило, зеленые, у основания желтовато-зеленые или желтовато-коричневые. Центральная часть ножки состоит из тонких светлых или зеленоватых, беспорядочно переплетенных гиф, ориентированных в основном периклиально. Наружная часть ножки состоит из коричневых, толстостенных, периклиально направленных гиф. Внешние слои ножки обычно растресканы, что приводит к образованию характерной структуры поверхности ножки. Апотеции сильно набухают при действии К, при этом все части апотециев, имеющие зеленоватый оттенок, становятся коричневыми, другие части апотециев К–, Н–. Сумки (42.0) 45.5–48.3 (50.0) × (2.8) 3.4–3.6 (4.0) мкм, цилиндрические. Сумки имеют апикальное утолщение треугольной формы около 3–4 мкм выс., пронизанное тонким каналом, слабо заметным под световым микроскопом. Споры расположены в сумках в один ряд, наклонно или периклиально ориентированы, 2-клеточные, удлиненно-эллипсоидные, светлые, (6.0) 7.2–8.2 (9.0) × (2.0) 2.4–2.8 (3.0) мкм. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая, под СЭМ виден орнамент в виде субэллипсоидных элементов с плоской поверхностью.

Иллюстрации: Titov (2001); рис. 37 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется относительно крупными апотециями на длинных, желтовато-зеленых ножках, покрытых зеленым налетом, длинными сумками, светлыми 2-клеточными спорами с гладкой оболочкой, строением аскокарпа, а также обитанием на смоле хвойных деревьев. Некоторые образцы *C. eugenia* с черными ножками апотециев внешне похожи на *C. golubkovaе*, который имеет аналогичные сумки и споры и обитает также на смоле хвойных деревьев, однако последний вид отличается строением эксципула, состоящего из изодиаметрических клеток, и более толстыми и темными гифами ножки. *C. asperopoda* — вид, также обитающий на смоле хвойных, — имеет сходное с *C. eugenia* строение аскокарпа, образцы *C. asperopoda* с зеленоватыми ножками внешне не отличаются от *C. eugenia*, однако их легко идентифицировать по наличию в ножке *C. asperopoda* кристаллов красного пигмента, дающего красное, переходящее в зеленое окрашивание при действии К.

Экология и распространение. Обитает на смоле хвойных деревьев (*Abies forrestii*), в затененных местообитаниях. Высота около 3500 м над ур. м. Известен только из типового местонахождения в Китае (Titov, 2001; Вэй, Титов, 2001).

Исследованные образцы. **Китай.** Сычуань, Тибетский автономный округ, западный склон горы Гонгга, 1999, Титов, n°n° 6698 (L-HMAS: голотип), 6708 (L-HMAS, LE).

13. *Chaenothecopsis exilis* Tibell, Bryologist, 102, 3: 383 (1999).

Т и п : Канада, «Ontario, Pic Township», 1972, Tibell, n° 5389 (UPS: голотип).

Фотобионт отсутствует. Апотеции 0.7–0.9 мм выс., черные, блестящие. Головки апотециев линзовидные, 0.2–0.3 мм в диам. Гипотеций гиалиновый, состоит из светлых переплетенных гиф. Эксципул на срезе красный, 15–20 мкм толщ., сформирован как продолжение наружных слоев ножки, состоит из нескольких слоев переплетенных, в целом периклиально ориентированных гиф. Ножки апотециев прямые, 0.04–0.06 мм в диам., светлеющие в верхней части и с красноватым оттенком у основания. Ножка сформирована периклиально ориентированными, светло-зеленоватыми в центральной части и красными в наружной части ножки гифами. Под воздействием К цвет ножки и эксципула становится фиолетово-красным. При действии Н ножка становится ярко-красной, другие части аскокарпа Н–. Сумки 37–42 × 3–3.5 мкм, цилиндрические. Апикальное утолщение сумок имеет канал 2–3 мкм дл., постепенно сужающийся к апикальной части. Споры расположены в сумках в один ряд, наклонно ориентированы, 2-клеточные, эллипсоидные, коричневые, 6–8 × 2.5–3 мкм. Перегородка спор четко различима, такой же контрастности, как оболочка. Поверхность спор гладкая.

Иллюстрации: Selva, Tibell (1999).

Таксономические особенности. Характеризуется 2-клеточными спорами с гладкой оболочкой и хорошо пигментированной перегородкой, относительно длинными сумками и реакцией ножки с Н. Близок к *C. debilis*, однако последний отличается зеленым или коричневым гипотецием и более крупными спорами, кроме того, у *C. debilis* апикальный канал сумок равной ширины по всей длине.

Экология и распространение. Сапрофит на древесине хвойных деревьев. Встречается на сухой древесине *Picea* spp., в бореальной зоне Северной Америки (Selva, Tibell, 1999).

Исследованные образцы. **Канада.** Голотип (UPS); Ontario, Renfrew Co., 1972, Tibell, n° 4643 (UPS). **США.** Michigan, Keweenaw Co., 1972, Tibell, 4803 (UPS).

14. ***Chaenothecopsis fennica*** (Laurila) Tibell, Publ. Herb. Univ. Uppsala, 1: 6 (1978). Базиним: *Embolidium fennicum* Laurila, Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo, 15: 10 (1940).

Т и п : Россия, Мурманская обл., «Salla, Hassersakka», 1938, Laurila (H: голотип, UPS: изотип).

Фотобионт отсутствует. Взрослые апотеции крупные, (1.0) 1.4–1.7 (2.2) мм выс., черные, блестящие, с голубовато-белым налетом на поверхности головок. Головки апотециев линзовидные, (0.14) 0.18–0.28 (0.4) мм в диам. Эпитеций темного-коричневый, 5–8 мм толщ. Гимений светлый. Гипотеций 100–120 мкм выс., коричневый. Эксципул 30–50 мкм толщ., красновато-коричневый, состоит из двух слоев. Внутренние слои эксципула сформированы из переплетенных, в целом периклинально ориентированных гиф, снаружи расположен слой изодиаметрических клеток около 5 мкм в диам. Ножки апотециев прямые или изогнутые, (0.06) 0.08–0.10 (0.10) мм в диам., черные, блестящие, иногда с красноватым оттенком. Ножка состоит из переплетенных, анастомозирующих гиф, в целом периклинально ориентированных, светлых в центральной части и красновато-коричневых в наружной части ножки. При действии Н красноватый оттенок эпитеция, гипотеция, эксципула и ножки интенсифицируется. Все части апотециев K–. Сумки (42.0) 46.6–52.4 (58.0) × (2.4) 3.0–3.2 (3.6) мкм, цилиндрические. Апикальное утолщение ползурелых сумок имеет узкий канал, расширяющийся в процессе созревания. У зрелых сумок канал отсутствует. Споры расположены в сумках в один ряд, периклинально или слегка наклонно ориентированы, 2-клеточные, эллипсоидные, светло-коричневые, (7.0) 7.2–8.6 (10.0) × (2.0) 2.4–2.8 (3.2) мкм. Перегородка спор четко различима, такой же контрастности, как оболочка. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая, под СЭМ слегка ареолированная.

Иллюстрации: Tibell (1978c); рис. 38 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется крупными апотециями с голубовато-белым налетом на поверхности головок, 2-клеточными спорами с гладкой оболочкой, относительно длинными сумками и красноватым оттенком гиф апотеция на срезе. Образцы с недостаточно развитыми плодовыми телами легко принять за *C. pusilla*, от которого *C. fennica* отличается более длинными сумками и более контрастной перегородкой спор.

Экология и распространение. Сапрофит на древесине хвойных деревьев. Встречается на пнях и стволах *Pinus sylvestris* и *Picea abies*, на верховых болотах в открытых местообитаниях, как правило, вместе с *Calicium denigratum* и *Mycocalicium subtile*. Высота: 100–400 м над ур. м. Широко распространен на се-

вере Фенноскандии (Laurila, 1940; Tibell, 1978, 1999; Гимельбрант, Мусякова, Титов, 2001), известен также из Республики Коми (Херманссон, 1997; Пыстина, 2001). Вероятно, является эндемиком Северной Европы.

Исследованные экзикаты. Tibell: Cal. exs. 12 (H, LE, UPS).

Исследованные образцы. **Норвегия.** Finnmark, Kautokeino, 1802, Wahlenberg (UPS); Oppland, Gausdal hd., 1984, Tibell (UPS); Hedmark, Grue hd., 1978, Tibell, n° 8097 (UPS). **Россия.** Европейская часть: голотип (H); Карелия, Лоухский р-н, о. Кереть, 2000, 2001, Гимельбрант, Кузнецова (LE, LECB); Республика Коми, Печоро-Илычский заповедник, 1994, Hermansson, n° 4322 (UPS). **Швеция.** Dalarna, 1969, Tibell, n°n° 3856, 3857, 3921 (UPS), 1980, Tibell, n° 8757 (UPS); Lule Lappmark, Muddas National Park, 1977, Tibell, n°n° 6934, 6969, 7094 (UPS); Jämtland, 1942, Ahlner (S); Jämtland, Fors par., 1977, Tibell, n° 7282 (UPS); Uppland, 1971, Tibell, n° 4408 (UPS); Pite Lappmark, Arvidsjaur par., 1977, Tibell, n° 7235 (UPS), 1982, Tibell, n° 13883 (UPS), 1986, Tibell, n° 16034 (UPS); Norrbotten, Overkalix par., 1977, Tibell, n°n° 6764, 6814 (UPS); Västerbotten, Vindeln par., 1989, Tibell, n° 18575 (UPS).

15. ***Chaenothecopsis formosa*** Titov sp. nov.

Apothecia in thallis *Chaenothecae sphaerocephala* parasitica vel parasymbiotica, cum *Chlorococcales* associata. Apothecia magna vel mediocra, (0.7) 0.8–0.9 (1.2) mm alta, stipitibus mediocribus vel longis et flexuosis instructis. Capitula apotheciorum subsphaerica vel hemisphaerica, nigra, (0.10) 0.12–0.14 (0.22) mm diametro. Stipes nigrus vel plerumque extis pruina crystallica albida tecto, 0.06–0.07 mm crassus. Excipulum parum evolutum ut stipitis strata exteriora continuata, viridulae-brunneum, 6–10 µm crassum, e hyphis periclinilibus constans. Asci 43.2–48.2 × 3.4–3.8 µm, cylindrici, apice incrassatio in ascis semimaturis canali penetrati. Sporae uniseptatae, anguste ellipsoideae, pallide-viridulae, 7.4–8.2 × 2.6–3.2 µm, ornameto minuto vestitae. Omnes partes pigmentum rubrum continentes K+ aeruginosum, partes ceterae K–, H–.

Т и п : Китай, Сычуань, Тибетский автономный округ, 4 км к западу от пос. Жимей, западный склон горы Гонгта, около 4000 м над ур. м., в смешанном пихтово-мелколиственном лесу, на слоевище *Chaenotheca sphaerocephala*, на коре *Rhododendron vernicosum* во влажном и затененном местообитании, 1999, Титов, n° 6683 (LE: голотип).

Апотеции средних размеров, (0.7) 0.8–0.9 (1.2) мм выс., черные, блестящие, головки снизу иногда с красноватым оттенком. Головки апотециев от полусферических до субсферических, (0.10) 0.12–0.14 (0.22) мм в диам. Эпитеций слабо развит. Гимений светлый. Гипотеций 40–60 мкм выс., зеленоватый. Эксципул сформирован как продолжение наружных слоев ножки, 6–10 мкм толщ., зеленовато-коричневый, состоит из периклинально ориентированных гиф. Ножки апотециев прямые или извилистые, 0.06–0.07 мм в диам., черные, часто покрыты тонким кристаллическим белым налетом. Ножка состоит из периклинально ориентированных переплетенных гиф, желатинизированных и светлых в центральной части и коричневых в наружной части ножки. Эксципул и внутренняя

часть ножки содержат гранулы желтовато-красного пигмента. Части апотециев, содержащие красный пигмент, приобретают стабильное ярко-зеленое окрашивание с К. Все части апотециев Н-. Сумки 43.2–48.2 × 3.4–3.8 мкм, цилиндрические. Апикальное утолщение сумок имеет узкий канал. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклинально ориентированы, 2-клеточные, эллипсоидные, зеленовато-коричневые, 7.4–8.2 × 2.6–3.2 мкм. Перегородка спор менее контрастная, чем клеточная стенка. Поверхность спор со слабо развитым орнаментом, заметным под световым микроскопом.

Иллюстрации: рис. 39 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется черными апотециями с субсферическими головками на часто извилистых, покрытых беловатым налетом ножках, 2-клеточными зеленоватыми спорами с гладкой оболочкой и тонкой слабо пигментированной перегородкой, зеленоватым гипотецием, К+ реакцией апотециев и обитанием на слоевище *Chaenotheca sphaerocephala*. *Chaenothecopsis viridireagens* — широко распространенный в Голарктике вид — также характеризуется 2-клеточными спорами с гладкой оболочкой и тонкой, слабо пигментированной перегородкой, аналогичной реакцией апотециев с К, однако отличается отсутствием налета на ножках апотециев. Кроме того, плодовые тела *C. viridireagens* всегда находятся в ассоциации с водорослями рода *Stichococcus*.

Экология и распространение. Паразит-парасимбионт на слоевище *Chaenotheca sphaerocephala*. Найден на коре *Rhododendron vernicosum* в высокогорном смешанном пихтово-елово-мелколиственном лесу, в затененном местообитании. Высота 3800–4000 м над ур. м. Известен только из типового местонахождения в Китае.

Исследованные образцы. **Китай.** Сычуань, Тибетский автономный округ, западный склон горы Гонгга, 1999, Титов, п°п° 6693 (LE: голотип), 6813 (LE).

16. *Chaenothecopsis golubkovae* Tibell et Titov in Titov et Tibell, Nordic J. Bot. 13: 320 (1993).

Т и п : Россия, Кавказ, Краснодарский край, Апшеронский р-н, 2 км к востоку от биостанции КГУ «Камышанова поляна». Около 2000 м над ур. м. На коре сухой *Abies nordmanniana* в смешанном пихтово-буковом лесу, 1982, Титов, п° 303 (LE: голотип; Н, М, OSC, UMFK, UPS: изотипы).

Фотобионт отсутствует. Апотеции (0.80) 1.02–1.48 (1.50) мм выс., черные, не блестящие. Головки, реже ножки апотециев иногда с белым налетом. Головки апотециев от субсферических до линзовидных, (0.10) 0.18–0.38 (0.50) мм в диам. Эпитеций 2.5–4 мкм толщ. Гимений и гипотеций светло-коричневые. Эксципул хорошо развит, 10–20 мкм толщ., сформирован как продолжение наружных слоев ножки, коричневый. Эксципул, так же как и наружная часть ножки, состоит из 1–2 слоев почти изодиаметрических, пигментированных с наружной стороны клеток, 7–13 мкм толщ. Ножки апотециев прямые, (0.06) 0.08–0.10 (0.12) мм в диам. Центральная часть ножки состоит из сильно склеротизированных, периклинально ориентированных или беспорядочно переплетенных гиф 4–7 мкм толщ., от

коричневых до темно-коричневых. Апотеции приобретают слабый коричневый или зеленоватый оттенок при действии К, Н-. Сумки длинные, (50.0) 54.1–63.3 (72.0) × (3.0) 3.3–3.8 (4.0) мкм, цилиндрические. Апикальное утолщение полурезлых сумок имеет узкий канал, расширяющийся в процессе созревания сумок до исчезновения апикального утолщения. Споры расположены в сумках в один ряд, периклинально ориентированы, 2-клеточные, узкоэллипсоидные, светло-коричневые, (7.0) 8.0–10.5 (12.0) × (2.5) 2.7–3.3 (3.5) мкм. Поверхность спор гладкая.

Иллюстрации: Tibell, Titov (1993); рис. 40 (вклейка).

Таксономические особенности. Легко идентифицируется по крупным, нередко покрытым белым налетом апотециям, длинным сумкам, крупным спорам с гладкой оболочкой, по строению апотециев, особенно наличию изодиаметрических клеток в эксципуле и наружных слоях ножки, а также по обитанию на смоле хвойных деревьев. Некоторые образцы *C. eugenia* с черными ножками апотециев, имеющего аналогичные сумки и споры и обитающего также на смоле хвойных деревьев, внешне похожи на *C. golubkovae*, однако последний вид отличается строением эксципула, состоящего из изодиаметрических клеток, и более толстыми и темными гифами ножки.

Экология и распространение. Обитает на смоле хвойных деревьев, в местах, где скапливается смола, в открытых местообитаниях в умеренных широтах. Был собран на *Abies nordmanniana*, *Picea ajanensis*, *P. orientalis*, *Pinus koraiensis* и *Tsuga chinensis*. Высота: 400–2500 м над ур. м. Редкий, но широко распространенный вид, известен из нескольких местонахождений на Кавказе (Titov, 1998), Дальнем Востоке (Titov, Tibell, 1993; Вэй, Титов, 2001) и в Юго-Восточной Азии (Titov, 2000).

Исследованные экзикаты. Tibell: Cal. exs. 211 (LE).

Исследованные образцы. **Грузия.** Боржомский р-н, Тадзриса, 1983, Титов, п° 1460 (LE). **Китай.** Гирин, заповедник Чангбайшан, 1994, Титов, п° 5143 (LE); Сычуань, гора Гонгга, 1998, Титов, п°п° 6576, 6543 (LE, L-NMAS), 1999, Титов, п° 6707 (LE). **Россия.** Северный Кавказ: Краснодарский край, Адыгейская АО, 2 км к востоку от Камышановой поляны, 1982, Титов, п° 303 (LE: голотип), 1993, Титов, п° 4541, 4544 (LE); дорога от Гузерицля на плато Абаго, 1993, Титов, п°п° 4527, 4530 (LE). Дальний Восток: Хабаровский край, Верхне-Буреинский р-н, Буреинский заповедник, 1990, Титов, п°п° 3606, 3584 (LE); Хабаровский р-н, Большехехцирский заповедник, 1990, Титов, п° 4255 (LE).

17. *Chaenothecopsis haematopus* Tibell, Symb. Bot. Upsal. 27 (1): 126 (1987b).

Т и п : Новая Зеландия, «South Island, Otago, 26 km W of Otago, alt. 450 m», на древесине *Nothofagus menziesii*, 1981, Tibell, п° 10328 (UPS: голотип).

Фотобионт отсутствует. Апотеции крупные, (0.8) 2.4–3.2 (3.5) мм выс. Головки в нижней части и ножки в верхней части, иногда полностью покрыты красновато-коричневым налетом. Головки апотециев от субсферических до полусферических, (0.10) 0.15–0.25 (0.30) мм в диам., черные. Эпитеций зеленовато-коричневый. Гипотеций светлый, в основании содержит многочисленные красные кристаллы, 100–160 мкм выс. Эксципул слабо развит, 15–30 мкм толщ., коричневый, состоит из периклинально ориентированных гиф. Ножки апотециев, как правило, изо-

гнутые, (0.03) 0.06–0.10 (0.10) мм в диам., содержат многочисленные красные кристаллы. Ножка состоит из периклиально направленных гиф, светлых, беспорядочно переплетенных в центральной части и коричневых в наружной части. Все части апотециев, содержащие красные кристаллы, приобретают зеленый цвет при действии К, при последующем добавлении Н реакция прекращается и окраска возвращается в первоначальное состояние. Все другие части апотециев К–, Н–. Сумки (29.0) 35.4–44.6 (45.0) × (2.8) 2.9–3.4 (3.5) мкм, цилиндрические. Апикальное утолщение полузрелых сумок имеет узкий канал. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклиально или слегка наклонно ориентированы, одноклеточные, эллипсоидные с закругленными концами, светлые, (4.5) 5.8–6.8 (7.5) × (1.8) 2.5–3.3 (3.5) мкм. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая, под СЭМ слегка орнаментированная.

Иллюстрации: Tibell (1987b); рис. 41 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется апотециями на длинных, часто спиралевидно изогнутых ножках, покрытых красновато-коричневым налетом, светлыми одноклеточными спорами с закругленными концами и К+ реакцией апотециев. *C. vinosa*, апотеции которого также содержат красный пигмент, вызывающий зеленую реакцию с К, отличается орнаментированными спорами и обитанием на слоевищах лишайников.

Экология и распространение. Сапрофит на древесине деревьев. Встречается в затененных местообитаниях в холодно-умеренных широтах. Был собран на древесине *Abies nephrolepis*, *A. sachalinensis*, *Alnus incana*, *Larix gmelinii* и *Picea abies* в Евразии, на *Picea glauca* в Северной Америке, на *Nothofagus* spp. в Южной Америке и в Австралии. Высота: 100–3000 м над ур. м. Редкий вид, первоначально описанный из Новой Зеландии (Tibell, 1987b), позднее найден в Южной Америке (Tibell, Constantinescu, 1991; Tibell, 1998c), Швеции (Tibell, 1992), на Дальнем Востоке (Titov, Tibell, 1993; Вэй, Титов, 2001), в Северной Америке (Goward, 1999; Selva, Tibell, 1999), Прибалтике (Randlane, Saag, 1999), на севере европейской части России (Пыстина, 2001) и в Юго-Восточной Азии (Titov, 2001).

Исследованные эксикаты. Tibell: Cal. exs. 212 (LE).

Исследованные образцы. **Аргентина.** Tierra del Fuego, 1989, Tibell, n° 17631 (LE). **Канада.** Ontario, Thunder bay, 1972, Tibell, n° 5384 (UPS). **Китай.** Гирин, Чангбайшан, 1994, Титов, n° 6114 (LE). **Новая Зеландия.** South Island, Otago, 1981, Tibell, n° 10328 (UPS: голотип). **Россия.** Европейская часть: Республика Коми, Печоро-Илычский заповедник, 1995, Hermansson, n° 4903 (UPS). Дальний Восток: Хабаровский край, Верхне-Буреинский р-н, Буреинский заповедник, 1990, Титов, n° 3468, 3595, 3608, 3774 (LE); Сахалинская обл., о. Кунашир, 1989, Титов, n° 2692 (LE, UPS). **Финляндия.** Nylandia, Espoo, Nuukio, 1995, Pykala, n° 15409, 15429 (H). **Швеция.** Lycksele Lappmark, Stensele par., 1986, Tibell, n° 16082 (UPS).

18. *Chaenothecopsis heterospora* Titov sp. nov.

Saprophyticum supra *Abies*. Apothecia cum *Trentepohlia* associata. Apothecia magna vel mediocra, 0.8–1.2 mm alta, nigra. Capitula apotheciorum subsphaerica, nigra, 0.15–0.25 mm diametro. Stipes nigrus, 0.05–0.07 mm in diametro. Stipitis

inferiore saepe rubescentibus. Excipulum parum evolutum ut stipitis strata exteriora continuata, viridulae-brunneum, 10–15 µm crassum, e hyphis periclinialibus constans. Asci 35–40 × 3–4 µm, cylindrici, apice incrassatio in ascis semimaturis canali perforati. Sporae in asco valde oblique, eseptatae vel uniseptatae, anguste ellipsoideae, pallidae, 5–7 × 2–3 µm, rimis irregulariter dispositis ornatae. Partes apotheciorum rubropigmentatae K additio intense rubrae, ceterum К–, Н–.

Т и п : Китай, Сычуань, Тибетский автономный округ, около 40 км к юго-востоку от г. Лудин, восточный склон горы Гонгга, около 3000 м над ур. м., в елово-пихтовом лесу, на коре *Abies fabri* во влажном и затененном местообитании, 1999, Титов, n° 6709 (L-HMAS: голотип; LE: изотип).

Апотеции ассоциированы с водорослями рода *Trentepohlia*. Апотеции средних размеров, 0.8–1.2 мм выс., черные, блестящие, с красноватыми у основания ножками. Головки апотециев субсферические, 0.15–0.25 мм в диам. Эпитеций тонкий, красновато-коричневый. Гипотеций светло-зеленовато-коричневый. Эксципул 10–15 мкм толщ., сформирован как продолжение наружных слоев ножки, зеленовато-коричневый, состоит из беспорядочно переплетенных, в целом периклиально ориентированных гиф. Ножки апотециев прямые или изогнутые, 0.05–0.07 мм в диам., черные, блестящие, у основания часто светлые с красным оттенком. Ножка состоит из беспорядочно переплетенных, анастомозирующих, в целом периклиально ориентированных гиф, светлых в центральной части и красновато-коричневых в наружной части ножки. При действии К все части апотециев с красным оттенком приобретают стабильное красное окрашивание, ножка становится красно-фиолетовой, другие части апотециев К–, Н–. Сумки 35–40 × 3–4 мкм, цилиндрические. Апикальное утолщение сумок имеет узкий канал. Споры расположены в сумках в 1 ряд, наклонно ориентированы, в основном одноклеточные, часто встречаются 2-клеточные, узкоэллипсоидные, светлые, 5–7 × 2–3 мкм. Перегородка спор, если она присутствует, всегда такой же контрастности, как и оболочка спор. Поверхность спор ареолирована, орнамент хорошо виден под световым микроскопом.

Иллюстрации: рис. 42 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется относительно крупными апотециями на часто красноватых у основания ножках, присутствием одновременно одноклеточных и 2-клеточных, узкоэллипсоидных светлых спор с ареолированной оболочкой, К+ реакцией ножек апотециев, облигатным симбиозом апотециев с водорослями рода *Trentepohlia* и обитанием на коре деревьев. Вид *C. rubescens* также характеризуется узкоэллипсоидными светлыми спорами с ареолированной оболочкой, присутствием в апотециях желтовато-красного пигмента, дающего стабильную красную реакцию с К, обитанием на коре деревьев и облигатным симбиозом апотециев с водорослями рода *Trentepohlia*, однако у последнего вида апотеции мельче, споры крупнее и только одноклеточные.

Экология и распространение. Сапрофит на коре *Abies fabri*. Найден во влажном и затененном местообитании. Высота около 3000 м над ур. м. Известен только из типового местонахождения в Китае.

Исследованные образцы. **Китай.** Сычуань, Тибетский автономный округ, восточный склон горы Гонгга, 1998, Титов, n° 6573 (LE), 1999, Титов, n° 6709 (L-HMAS: голотип).

19. **Chaenothecopsis himalayensis** (Räs.) Tibell et Titov in Titov, Lichenologist, 32, 6: 558 (2000).

Базиниум: *Mycocalicium himalayense* Räs., Arch. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo, 5, 1: 31 (1950).

Т и п : Индия, Восточные Гималаи, «Darjeeling district, near Manibhanjan, alt. 2100 m, on bark of tree», 1948, D.D. Awasthi (Н: лектотип, предложен Titov, 2000).

Апотеции ассоциированы с водорослями рода *Trentepohlia* или фотобионт отсутствует. Апотеции мелкие, (0.4) 0.4–0.6 (0.7) мм выс., с хорошо развитым мазедием. Головки апотециев снизу и ножки, особенно у основания, красновато-коричневые, иногда почти красные. Головки апотециев от обратноконических до субсферических и линзовидных, (0.10) 0.12–0.14 (0.16) мм в диам., черные, иногда с красным оттенком на нижней поверхности. Эпитеций 2–4 мкм толщ., красновато-коричневый. Гимений 40–50 мкм толщ., светлый. Гипотеций 20–30 мкм толщ., зеленоватый. Эксципул хорошо развит как продолжение наружных слоев ножки, 10–15 мкм толщ., красновато-коричневый, состоит из периклиально ориентированных гиф, содержит гранулы красного пигмента. Ножки апотециев прямые или слегка изогнутые, (0.04) 0.04–0.05 (0.06) мм в диам., красновато-коричневые. Центральная часть ножки состоит из светлых беспорядочно переплетенных, в целом периклиально ориентированных гиф. Наружная часть ножки состоит из периклиально ориентированных, толстостенных, красновато-коричневых клеток около 2 мкм толщ. Ножка также содержит гранулы красного пигмента. Апотеции сильно набухают в К и Н. При действии К все части апотециев, содержащие красный пигмент, приобретают яркий фиолетово-красный цвет, при этом окраска эпитеция и гипотеция интенсифицируется. Под действием Н окраска эпитеция и гипотеция также интенсифицируется, однако цвет ножки из красного постепенно становится светло-коричневым. Сумки (40.0) 42.8–44.2 (45.0) × (3.0) 3.5–4.5 (4.5) мкм, цилиндрические, апикальное утолщение сумок имеет узкий канал. Споры расположены в сумках в один ряд, ориентированы наклонно по отношению к оси сумки, 2-клеточные, узкоэллипсоидные, светло-коричневые, (7.0) 7.8–8.2 (9.0) × (2.0) 2.2–2.4 (2.5) мкм. Перегородка спор слабо пигментирована и плохо видна под световым микроскопом. Споры с хорошо развитым орнаментом в виде беспорядочно расположенных борозд, различимым под световым микроскопом.

Иллюстрации: Titov (2000); рис. 43 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется мелкими апотециями на красноватых ножках, содержащих красный пигмент, зеленоватым гипотецием, 2-клеточными орнаментированными спорами со слабо пигментированной перегородкой, строением аскокарпа и К+ реакцией. Близок к обитающему в Новой Зеландии и Австралии *C. sanguinea*, который также имеет 2-клеточные, сходные по размерам и орнаменту споры со слабо пигментированной перегородкой и содер-

жит красный пигмент в апотециях, однако *C. himalayensis* отличается от последнего вида красным цветом ножек, зеленоватым гипотецием, более темным, чем эксципул и гимений, и другой реакцией с К. Цвет ножки на срезе у *C. sanguinea* слегка интенсифицируется при действии К, другие части апотециев К–, Н–. *C. himalayensis* по анатомии аскокарпа близок к *C. debilis*, который также имеет красноватый эпитеций и зеленоватый гипотеций, однако у *C. debilis* сумки длиннее, перегородка спор такой же контрастности, как оболочка, и другая реакция с Н: ножка у *C. debilis* становится фиолетово-красной при действии Н. Образцы *C. viridireagens* с красными ножками похожи на *C. himalayensis*, однако отличаются реакцией с К: при действии К у *C. viridireagens* появляется стабильное зеленое окрашивание. *C. haematopus*, *C. nivea* (обитает в Новой Зеландии и Австралии) и *C. trassii*, также содержащие красный пигмент, отличаются одноклеточными спорами и зеленой реакцией с К.

Экология и распространение. Сапрофит на коре лиственных деревьев. Встречается во влажных местообитаниях в субтропических лесах. Был собран на *Acer* spp. и *Quercus* sp. Высота: 400–2000 м над ур. м. Редкий вид, описанный из Индии (Räsänen, 1950; Pant, Awasthi, 1989); был обнаружен также в Таиланде (Tibell — устное сообщение), Китае (Titov, 2000; Вэй, Титов, 2001) и Закавказье.

Исследованные образцы. **Азербайджан.** Ленкоранский р-н, Вышникеш, 1987, Титов, n° 1417 (LE). **Индия.** Лектотип (Н). **Китай.** Сычуань, 1998, Титов, n°n° 6542, 6617, 6643 (L-HMAS, LE, UPS), 1999, Титов, n° 6652 (LE).

20. **Chaenothecopsis hospitans** (Th. Fr.) Tibell in Tibell et K. Ryman, Nova Hedwigia, 60: 202 (1995).

Базиниум: *Calicium hospitans* Th. Fr., Bot. No.: 40 (1865).

Т и п : Швеция, «Uppland, Tibble», 1864, Almqvist (UPS: лектотип, предложен Tibell, Ryman, 1995).

Синонимы:

Karschia hospitans (Th. Fr.) Keissler, Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz, 9, 1–2: 347 (1926–1938). — *Caliciella hospitans* (Th. Fr.) Magn.

Calicium treichelianum Stein in Hellwig, Schriften Naturf. Ges. Danzig, N.F. 6: 89 (1885). — Т и п : non vidi. — *Chaenothecopsis treicheliana* (Stein) Kalb, Herzogia, 6: 77 (1982).

Strongyleuma exsertum (Nyl.) Vain. ssp. *hemileucum* Vain., Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. 57 (1): 73 (1927). — Т и п : Финляндия, «Hervenuoto», 1909, Linkola (TUR-Vain 29641: голотип).

Strongyleuma exsertum (Nyl.) Vain. ssp. *albipes* Vain., Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. 57 (1): 74 (1927). — Т и п : Финляндия, «Evo», 1863, Norrlin (Н: лектотип, предложен Tibell, Ryman, 1995).

Апотеции мелкие, (0.1) 0.2–0.3 (0.4) мм выс., иногда почти сидячие, часто сгруппированы по несколько вместе. Головки апотециев от полусферических до линзовидных, (0.12) 0.16–0.22 (0.25) мм в диам., черные. Эпитеций светлый, ги-

алиновый. Гипотеций гиалиновый, образован светлыми, радиально расходящимися гифами, состоящими из тонкостенных удлинённых клеток $7-8 \times 3-4$ мкм. Экципул слабо развит, $10-15$ мкм толщ., серовато-зелёный, состоит из 3–4 слоев периклинально ориентированных гиф, содержит гранулы желтовато-красного пигмента. Ножки апотециев прямые, $(0.04) 0.06-0.08 (0.10)$ мм в диам., чёрные, иногда светлые у основания. Ножка состоит из светлых изодиаметрических клеток $3-5$ мкм в диам. и более крупных удлинённых клеток до 7 мкм дл., также содержит гранулы желтовато-красного пигмента. Наружные слои ножки более темные, зеленовато-серые. Все части апотециев Н–, действие К на содержащие пигмент части аскокарпа приводит к появлению красного окрашивания, однако реакция быстро проходит. Сумки $(40.0) 44.6-53.9 (55.0) \times (3.8) 4.0-5.1 (5.5)$ мкм, цилиндрические, апикальное утолщение ползурелых сумок имеет узкий канал, расширяющийся в процессе созревания сумок. Споры расположены в сумках в один ряд, ориентированы периклинально или слегка наклонно по отношению к оси сумки, одноклеточные, веретеновидные или широкоэллипсоидные, темно-коричневые, $(7.2) 7.6-8.8 (9.8) \times (3.5) 3.8-4.8 (5.5)$ мкм, с ареолированной оболочкой под СЭМ и с гладкой под световым микроскопом.

Иллюстрации: Tibell, Ryman (1995); рис. 44 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется мелкими апотециями, темными одноклеточными веретеновидными или широкоэллипсоидными спорами, строением аскокарпа и К+ реакцией. Близок по экологии и строению апотециев к *C. ochroleuca* и *C. subparvica*. *C. ochroleuca* также имеет мелкие апотеции, похожие споры, содержит в апотециях красный пигмент, дающий аналогичную реакцию с К, и обитает на *Haematomma ochroleucum*, однако отличается наличием белого налета на ножках и строением аскокарпа, ножка у *C. ochroleuca* состоит из беспорядочно переплетенных гиф. *C. subparvica* отличается от *C. hospitans* 2-клеточными спорами и отсутствием реакции с К.

Экология и распространение. Один из немногих видов, занимающих две различные экологические ниши: скалы и кору деревьев. На коре лиственных деревьев встречается как паразит-парасимбионт на слоевище *Lecanora carpinea* во влажных местообитаниях в умеренных широтах. Был собран на *Alnus incana*, *Fraxinus excelsior*, *Sorbus aucuparia* и *Tilia caucasica*. Популяции, обитающие на скалах, встречаются на слоевище *Haematomma ochroleucum*. Высота: $0-1150$ м над ур. м. Редкий вид, известно лишь несколько его местонахождений в Скандинавии и Центральной Европе (Fries, 1865; Kalb, 1882; Tibell, Ryman, 1995; Groner, 2006), один экземпляр найден в Закавказье (Tibell, Ryman, 1995; Titov, 1998).

Исследованные экзипаты. Arnold: Lich. exs. 206 — как *Cyphelium parvica* (W), Lich. exs. 375 — как *Calicium hospitans* (UPS); Nádvorník: Cal. exs. 17 — как *Strongyleuma koerberi* (BRA), 25 — как *Strongyleuma parvica* (H, UPS); Santesson: Fungi lichenicoli exs. 205 (UPS); Vězda: Lich. sel. exs. 2335 — как *Chaenothecopsis treicheliana* (H, LE); Zwackh-Holzhausen: Lich. exs. 561 — как *Calicium parvica* (H-Nyl 40948, UPS).

Исследованные образцы. Австрия. Karnten, Hohe Tauern, Molltal, Erienau bei Winklern, 1989, Turk, Breuss (UPS); Tirol, Hohe Tauern, Virgen, Isel, 1988, Breuss, Vězda (UPS);

Steiermark: Gesause area, Johnsbach, 1983, Hafellner, Schreiner (UPS). Венгрия. Singler, com. Saros, 1869, Lojka (H-Nyl 40951). Германия. Bayern: Heidelberg, Heiligenberge, 1880, Zwackh (UPS); Bonebed, Oberweizer Muhlgraben at Bayreuth, Arnold (UPS); Franken, Sugenheim, Dutzenthal, 1867, Rehm (UPS). Грузия. Боржомский р-н, Тадзиси, 1983, Титов, n° 1351 (LE). Норвегия. Oppland, Ringeby par., 1979, Tibell, n° 8617 (UPS). Россия. Европейская часть: Karelia ladogensis, Kurkijoki, Haavikko, 1931, Räsänen (H). Сибирь: Алтайский край, Змеиногорский р-н, 2003, Давыдов, n° 6094 (LE). Словакия. Presov, 1869, Lojka (W). Финляндия. Regio aboensis, Lohja, Paloniemi, Kuorpanokka, 1890, Boldt (H); Satakunta, Kankaanpää par., 1936, Laurila (H); Asikkala, 1863, Norrlin (H). Франция. Seine-et-Marne: Fontainebleau, Nylander (H-Nyl 40946, 40947, 40952, 40955); Haute Vienne, Lamay (H-Nyl 40949). Чехия. N. Verecky, in monte V. Kamen pr. pag. Podplazi, 1936, Nádvorník (BRA). Швеция. Bohuslän, Rora par., Strangsered, 1930, Magnusson, n° 12479a (UPS); Laka par., Valla, Tjorn, 1920, Magnusson, n° 5128 (UPS); Närke, Gotlunda, 1865, Blomberg (UPS); Gotlunda, Kasatter, 1866, Blomberg (UPS); Orebro, Retratten, Hellbom (UPS); Östergötland, Roglosa par., Mt. Omberg, 1980, Löfgren, n° 862 (UPS); Värmland, Glava par., 1976, Sundell, n° 11883 (UPS); Sunne par., 1980, Sundell, n° 13894 (UPS); Uppland, Uppsala, Tibbie, 1864, Almqvist (UPS: лектотип).

21. *Chaenothecopsis hyrcana* Titov sp. nov.

Saprophyticum supra *Parrotia persica*. Algae in substrato absentes. Apothecia mediocra, $0.6-0.9$ mm alta, olivacea ad cinereobrunnea vel fere nigra, epruinosa, nitida. Mazaedium bene evolutum. Capitula obconica, $0.08-0.12$ mm diametro. Stipes $0.04-0.06$ mm crassus. Excipulum bene evolutum ut stipitis strata exteriora continuata, brunneum, $6-10$ µm crassum, e hyphis periclinalibus constans. Asci $35-38 \times 3.2-4.4$ µm, cylindrici vel anguste clavati, apice incrassatio in ascis semimaturis canali gradatim angustato. Sporae in asco valde oblique, ellipsoideae vel leviter fusiforme, obscure fuscae, eseptatae, $5-6 \times 2.5-3.0$ µm, rimis irregulariter dispositis valde ornatae. Apothecia tota К–, Н–.

Т и п : Азербайджан, Ленкоранский р-н, Гирканский заповедник, около 200 м над ур. м., на коре *Parrotia persica*, в железняково-дубово-грабовом лесу, 1987, Титов, n° 1434 (LE: голотип; UPS: изотип).

Фотобионт отсутствует. Апотеции средних размеров, $0.6-0.9$ мм выс., чёрные, блестящие, без налета, на оливково-коричневых ножках. Головки апотециев обратноконические, с хорошо развитым чёрным мазедием, $0.08-0.12$ мм в диам. Экципул хорошо развит, $6-10$ мкм толщ., сформирован как продолжение наружных слоев ножки, коричневый, состоит из периклинально ориентированных гиф. Ножки апотециев прямые, $6-10$ мм в диам., сформированы периклинально ориентированными, светлыми в центральной части и коричневыми в наружных слоях гифами. Все части апотециев К–, Н–. Сумки $35-38 \times 3.2-4.4$ мкм, цилиндрические или узкобулавовидные. Апикальное утолщение сумок имеет широкий канал, суживающийся по направлению к апексу. Споры расположены в сумках в 1 ряд, наклонно ориентированы, одноклеточные, эллипсоидные или почти веретеновидные, коричневые, $5-6 \times 2.5-3.0$ мкм. Поверхность спор с орнаментом в виде беспорядочно ориентированных борозд и трещин, хорошо различимым под световым микроскопом.

Иллюстрации: рис. 45 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется средних размеров черными апотециями на оливково-коричневых ножках и хорошо развитым мазедием, нередко узкобулавовидными сумками, одноклеточными коричневыми спорами с орнаментированной оболочкой и негативной реакцией с К и Н. Близок к *C. nana*, однако последний вид отличается ареолированными спорами. Кроме того, *C. nana* встречается главным образом на коре хвойных деревьев в бореальной зоне Голарктики.

Экология и распространение. Сапрофит на коре *Parrotia persica*. Известен только из типового местонахождения, где, однако, довольно обилен на коре *Parrotia persica* в Гирканском заповеднике, в лесу.

Исследованные образцы. **Азербайджан.** Ленкоранский р-н, Гирканский заповедник, 1987, Титов, п° 1434 (LE: голотип), 1444, 1448 (LE).

22. *Chaenothecopsis irregularis* Titov, Bot. Zhurn. 76, 4: 599 (1991).

Т и п : Россия, Дальний Восток, Сахалинская обл., о. Кунашир, около 100 м над ур. м., на коре *Picea glehnii*, 1989, Титов, п° 2588 (LE: голотип).

Фотобионт отсутствует. Апотеции (0.70) 0.81–1.31 (1.50) мм выс., черные, иногда ножки светлые у основания. Головки апотециев и ножки в верхней части иногда покрыты беловатым кристаллическим налетом. Головки апотециев от субсферических до обратнойцевидных, часто асимметрично вытянуты, (0.09) 0.12–0.22 (0.30) мм в диам. Эпитеций светло-коричневый. Гимений и гипотеций светло-коричневые или зеленоватые. Эксципул сформирован как продолжение наружных слоев ножки, хорошо развит, 15–20 мкм толщ., коричневый, состоит из периклиально ориентированных гиф. Ножки апотециев прямые или изогнутые, иногда разветвленные, (0.05) 0.06–0.08 (0.09) мм в диам. Ножка состоит из периклиально ориентированных гиф, коричневых в наружной части и светлых или зеленоватых, более беспорядочно переплетенных во внутренней части ножки. Все части апотециев К–, Н–, за исключением окрашенных в зеленоватый оттенок частей ножки, цвет которых при действии К интенсифицируется. Сумки (42.0) 47.4–67.0 (70.0) × (3.5) 3.6–4.4 (4.5) мкм, цилиндрические. Апикальное утолщение ползрых сумок имеет узкий канал, слабо заметный под световым микроскопом, у зрелых сумок канал расширяется, что приводит к исчезновению апикального утолщения. Споры расположены в сумках в 1 ряд, слегка наклонно ориентированы, одноклеточные, иногда 2-клеточные, узкоэллипсоидные, светло-коричневые, (6.0) 6.7–9.0 (12.0) × (3.5) 3.8–4.4 (4.5) мкм. Перегородка спор не пигментирована и практически незаметна под световым микроскопом. Оболочка спор с орнаментом в виде борозд, расположенных параллельно продольной оси споры, хорошо различимым под СЭМ, под световым микроскопом оболочка спор выглядит гладкой.

Иллюстрации: Титов (1991a); рис. 46 (вклейка).

Таксономические особенности. Легко идентифицируется по асимметрично вытянутым головкам апотециев, нередко покрытых белым налетом, длинным сум-

кам, крупным удлинено-эллипсоидным, как правило, одноклеточным спорам, строению аскокарпа и отсутствию реакций с К и Н.

Экология и распространение. Сапрофит на коре и древесине хвойных деревьев. Встречается в затененных и открытых местообитаниях в холодно-умеренных широтах. Был собран на *Abies fabri*, *Picea brachytyla*, *P. glehnii*, *Pinus koraiensis*, *Tsuga chinensis*. Высота: 0–3000 м над ур. м. Первоначально описанный с Курильских островов (Титов, 1991a), позднее был найден во многих районах Дальнего Востока России (Titov, Tibell, 1993), в Северной Америке (Selva, Tibell, 1999), Китае (Titov, 2000; Вэй, Титов, 2001) и Японии (Tibell, Thor, 2003).

Исследованные экзикаты. Tibell: Cal. exs. 213, 239 (LE).

Исследованные образцы. **Канада.** British Columbia, Wells Gray Provincial park, 1972, Tibell, п° 5191. **Китай.** Гири, 1994, Титов, п° 6134, 6136 (LE); Сычуань, 1998, Титов, п° 6541, 6559, 6608, 6609, 6593 (LE). **Россия.** Дальний Восток: Хабаровский край, Хабаровский р-н, Большехецирский заповедник, 1990, Титов, п° 4349 (LE); Приморский край, Лазовский р-н, Лазовский заповедник, 1990, Титов, п° 3874, 3875, 3960, 4000, 4040, 4074, 4217, 4254 (LE), 1991, Tibell, п° 19237, 19254 (UPS), Хасанский р-н, заповедник «Кедровая падь», 1990, Титов, п° 4463 (LE), Уссурийский р-н, Уссурийский заповедник, 1990, Титов, п° 4436, 4460 (LE); Сахалинская обл., о. Кунашир, 1989, Титов, п° 2535, 2588 (LE: голотип), 2704, 2805 (LE), о. Сахалин, Поронайский заповедник, 1986, Титов, п° 6158 (LE). **Япония.** Honshu, Mt. Nuidoishi-yama, 1994, Thor, п° 11775 (UPS).

23. *Chaenothecopsis kalbii* Tibell et K. Ryman, Nova Hedwigia, 60: 206 (1995).

Т и п : Бразилия, «Mato Grosso do Sul, 50 km SW of Campo Grande», 1979, Kalb (репб. Kalb: голотип — non vidi; UPS: изотип).

Апотеции на коротких, часто светлых у основания ножках или почти сидячие, 0.14–0.26 мм выс., черные, без налета. Головки апотециев обратнойцевидные, 0.07–0.11 мм в диам. Эпитеций светлый. Гипотеций светлый, состоит из беспорядочно переплетенных желатинизированных гиф. Эксципул 10–12 мкм толщ., коричневый, состоит из 4–6 слоев периклиально направленных гиф около 2 мкм в диам. Все части апотециев К–, при действии Н наблюдается красновато-коричневое окрашивание. Ножки апотециев прямые, 0.04–0.06 мм в диам., черные или светлые у основания. Ножка состоит из коричневых периклиально ориентированных гиф. Сумки 52–69 × 3.5–5.5 мкм, цилиндрические. Апикальное утолщение сумок без канала. Споры расположены в сумках в 1 ряд, ориентированы периклиально или наклонно по отношению к оси сумки, 2-клеточные, эллипсоидные с заостренными концами, коричневые, 9–11 × 3.8–5 мкм. Перегородка спор более контрастная, чем оболочка. Снаружи споры окружены слоем желатинизированных клеток. Оболочка спор с бородавчатым орнаментом, слабо различимым под световым микроскопом.

Иллюстрации: Tibell, Ryman (1995); рис. 47 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется мелкими обратнойцевидными апотециями, сидячими или на коротких светлых ножках, крупными коричневыми спорами, покрытыми гиалиновой оболочкой, строением эксципула, состо-

ящего из периклинально ориентированных гиф, отсутствием реакции с К, а также обитанием на *Lecanora*. По анатомии апотециев несколько напоминает вид *C. subparvica*, также характеризующийся сидячими апотециями и отсутствием реакции с К, однако последний отличается сгруппированными по несколько апотециями, зеленоватым цветом апотециев на срезе и обитанием на *Haematomma*. *C. retinens* и *C. brevipes* отличаются красновато-коричневым оттенком апотециев на срезе, у *C. brevipes* клетки эксципула изодиаметрические. Кроме того, *C. retinens* обитает на слоевище *Schismatomma*, а *C. brevipes* — на *Arthonia*.

Экология и распространение. Паразит-парасимбионт на слоевище и плодовых телах *Lecanora*. Встречается на *Lecanora caesiorubella* в затененных и влажных местообитаниях, на коре деревьев в тропических лесах. Высота: 450–1000 м над ур. м. Редкий вид, известный из нескольких местонахождений в неотропиках, в тропической Австралии и на островах Индийского океана (Tibell, Ryman, 1995), обнаружен также в Мексике на границе неотропиков и Голарктики (Tibell, 1996b).

Исследованные образцы. **Бразилия.** Изотип (UPS). **Мексика.** Baja California Sur, 1989, Moberg, n° 8895 (UPS).

24. *Chaenothecopsis leifiana* Titov, Kuznetsova et Himelbrant, Symb. Bot. Upsal. 34: 459 (2004).

Т и п : Россия, Дальний Восток, Камчатка, Усть-Камчатский р-н, 70 км к северу от пос. Ключи, 2003, Гимельбрант, Кузнецова, n° 7000 (LE: голотип).

Апотеции ассоциированы с водорослями рода *Trentepohlia*. Апотеции 0.7–0.9 мм выс., черные, без налета. Головки апотециев от линзовидных до субсферических, 0.15–0.25 мм в диам. Эпитеций и гипотеций коричневые. Гимений светлый. Эксципул 12–15 мкм толщ., сформирован как продолжение наружных слоев ножки, красновато-коричневый, состоит из периклинально ориентированных гиф. Ножки апотециев прямые, 0.05–0.07 мм в диам., черные, блестящие. Гифы центральной части ножки более светлые. Наружные слои ножки образованы красновато-коричневыми, периклинально ориентированными гифами. Под действием К все части апотециев приобретают красновато-коричневое окрашивание. Под действием Н красноватый цвет эпитеция, эксципула и наружных слоев ножки интенсифицируется. Сумки 45–50 × 4–5 мкм, цилиндрические, полужрелые — с го-могенным апиальным утолщением около 5–6 мкм толщ. Апиальное утолщение зрелых сумок имеет широкий канал треугольной формы. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклинально или слегка наклонно ориентированы, 2-клеточные, удлинено-эллипсоидные, коричневые, 7–8 × 2.5–3 мкм. Перегородка спор такой же контрастности, как клеточная стенка. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая, под СЭМ слегка орнаментирована.

Иллюстрации: Titov, Kuznetsova, Himelbrant (2004); рис. 48 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется черными апотециями средней величины, относительно длинными сумками с го-могенным апиальным утолщением, 2-клеточными спорами с гладкой оболочкой и четкой контрастной пере-го-

родкой, красновато-коричневым эпитецием и эксципулом, строением аскокарпа и реакцией с К.

Экология и распространение. Известен только из типового местонахождения, где встречается на коре *Betula ermanii* и *Picea ajanensis*, в ассоциации с водорослями рода *Trentepohlia*, и как паразит-парасимбионт на слоевищах лишайника *Arthonia spadicea*, во влажных и затененных местообитаниях, в старовозрастных еловых лесах.

Исследованные образцы. **Россия. Дальний Восток:** Камчатка, Усть-Камчатский р-н, 70 км к северу от пос. Ключи, 2003, Гимельбрант, Кузнецова, n°n° 7000 (LE: голотип), 7001, 7002 (LE, LECB).

25. *Chaenothecopsis mediarossica* Titov et Gudovicheva sp. nov.

Supra exudatum coniferarum (*Picea abies*). Algae in substrato absentes. Apothecia mediocra, 0.7–0.9 mm alta, nigra, epruinosa. Capitula apotheciorum subsphaerica vel lenticularia, nigra, 0.1–0.15 mm diametro. Hymenium et hypothecium pallida. Excipulum bene evolutum, brunneum, ut pars exterior stipitis continuata, 10–15 µm crassum. Stipes rectus, interdum ramosus, 0.05–0.07 mm diametro, e hyphis periclinaliter ordinatis formatus. Asci 40–50 × 4–5 µm, cylindrici. Asci semimaturi apice canali penetrato. Sporae uniseptatae, anguste ellipsoideae, pallide brunneae, 8–10 × 3–4 µm, laeves. Apothecia K–, H–.

Т и п : Россия, европейская часть, Ярославская обл., Переславский р-н, национальный парк «Плещеево озеро». Высота около 400 м над ур. м. На смоле *Picea abies*, 2006, Титов, n° 6800 (LE: голотип).

Фотобионт отсутствует. Апотеции 0.7–0.9 мм выс., черные, блестящие. Головки апотециев от полусферических до субсферических, 0.1–0.15 мм в диам. Эпитеций коричневый. Гимений и гипотеций светлые. Эксципул хорошо развит, сформирован как продолжение наружных слоев ножки, 10–15 мкм толщ., коричневый, состоит из периклинально ориентированных гиф. Ножки апотециев прямые, 0.05–0.07 мм в диам. Ножка состоит из периклинально ориентированных гиф, коричневых в наружной части и светлых во внутренней части ножки. Все части апотециев K–, H–. Сумки 40–50 × 4–5 мкм, цилиндрические. Апиальное утолщение полужрелых сумок имеет узкий канал, слабо заметный под световым микроскопом. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклинально ориентированы, 2-клеточные, узко-эллипсоидные, светло-коричневые, 8–10 × 3–4 мкм. Оболочка спор гладкая.

Иллюстрации: рис. 49 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется средней величины черными апотециями, относительно длинными сумками, 2-клеточными спорами, а также обитанием на смоле хвойных деревьев. Близок к обитающему на Дальнем Востоке виду *C. dolichocephala*, однако последний отличается орнаментированными спорами, а также наличием реакции апотециев с К.

Экология и распространение. Встречается в смешанных лесах на смоле ели в затененных местообитаниях. Высота: 170–300 м над ур. м. Известен только из нескольких местонахождений в Средней России.

Исследованные образцы. **Россия.** *Европейская часть:* Калужская обл., Ульяновский р-н, окр. д. Ягодное, 2004, Гудовичева, п° 05-1000; 05-1001 (КРАБГ, LE); голотип (LE).

26. ***Chaenothecopsis montana*** Rikkinen, Ann. Bot. Fenn. 40: 446 (2003b).

Т и п : США, «Oregon, Polk Co., Little Sinks Research Natural Area, on exudate and lignum in beaver scar at trunk bases of living *Abies grandis*», 1998, Rikkinen, п° 98008 (Н: голотип).

Фотобионт отсутствует. Апотеции сильно варьируют в размерах, (0.3) 0.5–1.2 (1.7) мм выс., темно-коричневые или почти черные. Головки апотециев от субсферических до полусферических и линзовидных, (0.12) 0.2–0.35 (0.5) мм в диам. Эпитеций хорошо развит, зеленовато-коричневый. Гипотеций светлый, содержит многочисленные бесцветные жировые включения. Эксципул около 20 мкм толщ., коричневый, состоит из желатинизированных изодиаметрических клеток. Ножки апотециев прямые, иногда разветвленные, (0.06) 0.07–0.11 (0.2) мм в диам., темно-коричневые. Ножка состоит из периклиально ориентированных, желатинизированных гиф. Все части апотециев К–, Н–. Сумки 28–35 × 4–5 мкм, цилиндрические, с каналом в апикальном утолщении. Споры одноклеточные, эллипсоидные, зеленовато-коричневые, (6.0) 6.7–7.5 (8.3) × (3.5) 3.6–4.0 (4.7) мкм. Поверхность спор под световым микроскопом выглядит гладкой.

Иллюстрации: Rikkinen (2003b); рис. 50 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется средних размеров апотециями на толстых коричневых ножках, широкими головками апотециев, одноклеточными зеленоватыми спорами, анатомией аскокарпа и обитанием на смоле хвойных деревьев.

Экология и распространение. Обитает на смоле хвойных деревьев (*Abies* и *Tsuga*), во влажных местообитаниях, как правило, на обратной стороне отслоившейся коры, на западе Северной Америки (Калифорния, Орегон). Высота: 150–1500 м над ур. м. (Rikkinen, 2003b).

Исследованные образцы. **США.** Голотип (Н).

27. ***Chaenothecopsis nana*** Tibell, Publ. Herb. Univ. Uppsala, 4: 4 (1979).

Т и п : Швеция, «Norrbotten, Tarendo par., 6.5 km S of Masugnsbyn, Rissa Nature Reserve, alt. c. 300 m, on bark of *Picea abies*», 1977, Tibell, п° 6850 (UPS: голотип; LE: изотип).

Фотобионт отсутствует. Апотеции мелкие, (0.3) 0.4–0.8 (1.0) мм выс., черные, блестящие, без налета. Головки апотециев от обратнойцевидных до линзовидных и субсферических, часто бесформенные, (0.10) 0.14–0.20 (0.25) мм в диам. Эпитеций тонкий, коричневый. Гимений и гипотеций светлые с коричневым оттенком. Эксципул слабо развит, 5–10 мкм толщ., сформирован как продолжение наружных слоев ножки, коричневый, состоит из беспорядочно переплетенных, в целом периклиально ориентированных гиф. Ножки апотециев прямые, (0.02) 0.03–0.06 (0.08) мм в диам. Центральная часть ножки состоит из беспорядочно переплетенных светлых гиф, более периклиально ориентированных в верхней

части. Гифы наружной части ножки коричневые и ориентированы в большей степени антиклинально по отношению к поверхности ножки. Все части апотециев К–, Н–. Сумки (25.0) 28.5–38.5 (40.0) × (2.8) 3.0–3.8 (4.0) мкм, цилиндрические. Апикальное утолщение сумок имеет узкий канал. Споры расположены в сумках в 1 ряд, сильно наклонно ориентированы, одноклеточные, веретеновидные, коричневые, (5.0) 5.5–7.5 (8.0) × (2.2) 2.5–3.5 (3.8) мкм, с ареолированной оболочкой.

Иллюстрации: Tibell (1981a); рис. 51 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется мелкими черными апотециями, одноклеточными коричневыми веретеновидными спорами с ареолированной оболочкой, ориентацией спор в сумках и негативной реакцией с К и Н. Из обитающих в Голарктике микокалицевых грибов такими же признаками обладает эндемик кедрово-широколиственных лесов Дальнего Востока — *C. amurensis*, который, однако, отличается наличием изодиаметрических клеток в эксципуле и обитанием на *Phellodendron amurense*. Многие гербарные образцы, ранее определенные как широко распространенный в мире вид *Mycocalicium subtile*, при критической обработке были переопределены как *C. nana*.

Экология и распространение. Сапрофит на коре, реже древесине хвойных, иногда лиственных деревьев, часто в сухих и открытых местообитаниях в холодных и умеренных широтах. В Голарктике был собран на *Abies fabri*, *A. holophylla*, *A. nephrolepis*, *A. nordmanniana*, *A. sachalinensis*, *A. sibirica*, *Betula* spp., *Larix gmelinii*, *L. olgensis*, *L. sibirica*, *Picea abies*, *P. ajanensis*, *P. excelsior*, *P. glehnii*, *P. obovata*, *Pinus sibirica*, *P. sylvestris*, *Thuja* spp., *Tsuga chinensis*, в Австралии — на *Eucalyptus* sp. и в Южной Америке — на *Nothofagus* spp. Высота: 400–3500 м над ур. м. Широко распространен в обоих полушариях. Отмечен для Скандинавии (Tibell, 1979, 1999), Прибалтики (Randlane, Saag, 1999), Германии (Wirth, 1995), Швейцарии (Groner, 2006), севера европейской части России (Херманссон, 1997; Гимельбрант, Мусякова, Титов, 2001; Пыстина, 2001), Сибири (Титов, 1983в, 1984а, 1985б, 1990а; Урбанавичене, 1998; Добрыш, 1999; Воронюк, Макрый, 2002), Дальнего Востока (Титов, 1991а; Titov, Tibell, 1993; Вэй, Титов, 2001), Камчатки (Нешатаева, Гимельбрант, Кузнецова, Чернядьева, 2002; Titov, Kuznetsova, Himelbrant, 2004), Северной (Goward, 1999; Peterson, Rikkinen, 1999) и Южной Америки (Tibell, 1998с), Юго-Восточной Азии (Titov, 2000) и Австралии (Tibell, 1987b).

Исследованные эксикаты. Tibell: Cal. exs. 35, 214 (LE, UPS).

Исследованные образцы. **Грузия.** Абхазия, Гудаутский р-н, оз. Рица, 1988, Титов, п° 1474, 1560 (LE). **Канада.** British Columbia, Glacier National Park, 1972, Tibell, п° 4996 (UPS). **Китай.** Гирин, заповедник Чангбайшан, 1984, Титов, п° 5130, 5185, 6200 (LE); Сычуань, Тибетский авт. округ, гора Гонгга, 1988, Титов, п° 6557 (LE, L-HMAS). **Россия.** *Европейская часть:* Коми, Печоро-Илычский заповедник, 1992, Херманссон, п° 3014 (UPS). *Северный Кавказ:* Краснодарский край, Адыгейская АО, Апшеронский р-н, Камышанова поляна, 1982, Титов, п° 489 (LE). *Сибирь:* Таймыр, плато Путорана, оз. Капчук, 1982, Титов, п° 304, 305, 379, 380–383, 385–389 (LE); Бурятия, Байкальский заповедник, 1983, Титов, п° 699 (LE), Баргузинский заповедник, 1983, Титов, п° 546, 565, 570, 574, 589, 602, 631,

644 (LE). *Дальний Восток*: Хабаровский край, Верхне-Буреинский р-н, Буреинский заповедник, 1990, Титов, n°n° 3455, 3522, 3618, 3625, 3729 (LE); Приморский край, Лазовский р-н, Лазовский заповедник, 1990, Титов, n°n° 4290, 4291, 4426, 4439, 4508 (LE), 1991, Tibell, n° 19236 (UPS), Уссурийский р-н, Уссурийский заповедник, 1990, Титов, n°n° 4435, 4453 (LE), Хасанский р-н, заповедник «Кедровая падь», 1984, Титов, n° 2990 (LE); Сахалинская обл., о. Сахалин, Поронайский р-н, Поронайский заповедник, 1996, Титов, n° 6156 (LE), о. Итуруп, 1996, Титов, n° 6195 (LE), о. Кунашир, 1989, Титов, n° 2688 (LE); Камчатка, Усть-Большерецкий р-н, 2002, Гимельбрант (LECB). **США**. Mississippi, Chickasaw Co., 1976, Buck, n° 1539 (UPS); Maine, Truot Brook Township, 1997, Tibell, n° 21513 (UPS). **Швеция**. Jämtland, Kall par., 1987, Tibell, n° 17021 (UPS), Jämtland, Ratan par., 1991, Wedin, n° 3926 (UPS), Jämtland, Fors par., 1977, Tibell, n° 7281 (UPS); Uppland, Huddunge par., 1990, Wedin, n° 3799 (UPS); Värmland, 1979, Sundell, n° 13382 (Tibell: Cal. exs. 35: LE, UPS); Västerbotten, Vindeln par., 1972, Tibell, n° 4580 (UPS). **Финляндия**. Kuusamo, Kaillismaa, 1981, Muhr, n° 3791 (H); Keski-Pohjanmaa, Pyhäjärvi, 1948, Huuskonen (WA). **Япония**. Honshu, Shimotsuke, 1997, Thor, n° 15619 (UPS).

28. **Chaenothecopsis nigra** Tibell, Symb. Bot. Upsal. 27, 1: (1987b).

Т и п : Новая Зеландия, «South Island, Canterbury, alt. 800–1000 m, on stump of *Nothofagus*», 1980, Tibell, n° 10085 (UPS: голотип).

Синонимы: *Chaenothecopsis mycenze* Goward (ined.). — Т и п : Канада, «British Columbia, Vancouver, Mt. Cain», 1996, Goward, n° 96-408 (репб. Goward: голотип).

Апотеции среднего размера, (0.7) 0.8–1.1 (1.5) мм выс., черные, без налета. Головки апотециев от линзовидных до полусферических, (0.10) 0.15–0.25 (0.30) мм в диам. Эпитеций тонкий, красновато-коричневый или коричневый. Гипотеций 90–100 мкм толщ., с зеленоватым или коричневым оттенком. Эксципул слабо развит, 8–10 мкм толщ., сформирован как продолжение наружных слоев ножки, зеленоватый или коричневый, состоит из беспорядочно переплетенных, в целом периклинально ориентированных гиф. Ножки апотециев прямые или изогнутые, (0.04) 0.04–0.08 (0.09) мм в диам., черные, блестящие. Ножка состоит из беспорядочно переплетенных гиф, светлых или зеленоватых в центральной части и коричневых в наружных слоях ножки, более периклинально ориентированных в верхней части. Все части апотециев К–, Н–. Сумки (30.0) 31.0–37.0 (40.0) × (1.7) 2.0–2.2 (2.5) мкм, цилиндрические. Апикальное утолщение сумок имеет узкий канал. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклинально или слегка наклонно ориентированы, 2-клеточные, эллипсоидные, бесцветные, (5.0) 5.2–5.8 (6.2) × (1.5) 2.0–2.2 (2.5) мкм. Перегородка спор сильно пигментированная и более контрастная, чем клеточная стенка. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая, под СЭМ заметен слабо развитый орнамент.

Иллюстрации: Tibell (1987b); рис. 52 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется некрупными 2-клеточными светлыми спорами с гладкой оболочкой и сильно пигментированной перегородкой и негативной реакцией с К и Н. По строению аскокарпа очень близок с *C. pusilla*, от которого отличается более мелкими спорами и пигментированной пе-

регородкой спор. *C. nigra* занимает такие же экологические ниши, как *C. tibellii* и *C. savonica*, внешне эти виды очень близки, однако два последних характеризуются одноклеточными спорами. *C. tasmanica* также характеризуется сильно пигментированной перегородкой и негативной реакцией апотециев с К и Н, однако отличается более крупными спорами и строением аскокарпа, особенно анатомией ножки, состоящей из желатинизированных гиф.

Экология и распространение. Встречается на древесине деревьев, на слоевищах лишайников и колониях свободноживущих водорослей, часто в ассоциации с другими калиционидными лишайниками и грибами, во влажных затененных местообитаниях, в холодно-умеренных широтах. Был собран в Евразии на древесине *Abies sachalinensis*, *Alnus* sp., *Betula* sp., *Fagus orientalis*, *Pinus* sp., *Quercus* sp., в Северной Америке на *Abies* sp., в Австралии на древесине *Eucalyptus* sp., в Новой Зеландии и Южной Америке на *Nothofagus* spp. и *Metrosideros robusta*. Высота: 60–1150 м над ур. м. Ареал *C. nigra* в настоящее время не изучен в связи со сложностью идентификации вида. Вероятно, он широко распространен в обоих полушариях, однако до настоящего времени был известен только из типового местонахождения в Новой Зеландии, а также из немногих пунктов в Австралии (Tibell, 1987b), Южной Америке (Tibell, 1998c), Великобритании (Purvis et al., 1992) и Скандинавии (Tibell, 1999); отмечен для севера европейской части России (Урбанавичене, 2005).

Исследованные образцы. **Аргентина**. Rio Negro, 1989, Tibell, n° 18440 (UPS). **Великобритания**. Aberdeen, 11 km WNW of Braemar, 1984, Coppins, n° 11234 (UPS); Aberdeen, Ballochbuie forest, 1984, Coppins, n° 10657 (UPS). **Канада**. British Columbia, Vancouver, Mt. Cain, 1996, Goward, n° 96-408 (репб. Goward). **Литва**. Neringa, 1997, Nordin, n° 4994 (UPS). **Новая Зеландия**. North Island, Wellington distr., Tongariro Nat. park, 1986, Tibell, n° 16675 (UPS). **Польша**. Woj. Bielskie, Karpaty, Beskid Mali, 1962, Nowak, n°n° 34401, 94921 (KRAM-L); Woj. Kieleckie, 2001, Donica (KTC); Rowina Mazurska, Zyzdrojowy Piecok, 1990, Cieslinski (KTC). **Россия**. *Европейская часть*: Республика Коми, 2006, Hermansson, n° 15029 (UPS). *Дальний Восток*: Сахалинская обл., о. Сахалин, Поронайский р-н, Поронайский заповедник, 1996, Титов, n° 6161 (LE). **Швеция**. Bohuslän, Spekerod par., 1988, Tibell, n°n° 17431, 17438 (UPS); Jämtland, Kall par., 1987, Tibell, n°n° 17032, 17033, 17109 (UPS). **Япония**. Honshu, Musashi, 1995, Kashiwadani, n° 38818 (UPS).

29. **Chaenothecopsis nigripunctata** Rikkinen, Mycologia, 95, 1: 99 (2003).

Т и п : США, «Oregon, Linn County, Horse Rock Ridge Research Natural Area, on exudates of *Tsuga heterophylla*», 1998, Rikkinen, n° 98482 (H: голотип).

Фотобионт отсутствует. Апотеции 0.8–2 мм выс., черные, неблестящие. Головки апотециев от субсферических до полусферических, 0.4–0.8 мм в диам., как правило, на одной ножке образуется несколько головок. Мазедий хорошо развит в виде отдельных групп аскоспор, сконцентрированных в местах разрыва эпитеция. Эпитеций толстый, 10–30 мкм толщ. Гимений и гипотеций светлые, четко отделены от темных гиф ножки. Эксципул хорошо развит, 10–30 мкм толщ., сформирован как продолжение наружных слоев ножки, состоит из периклинально

ориентированных гиф. Ножки апотециев прямые, толстые, 0.09–0.17 мм в диам. Центральная часть ножки состоит из сильно склеротизированных, периклиально ориентированных или беспорядочно переплетенных темно-коричневых гиф, снаружи ножка окружена слоем более светлых, отмирающих гиф, образующих вокруг нее светлый налет. Все части апотециев К–, Н–. Сумки длинные, 80–110 × 5–7 мкм, цилиндрические. Апикальное утолщение полужелтых сумок имеет узкий канал. Споры расположены в сумках в 1 ряд, в полужелтых сумках ориентированы наклонно, впоследствии почти периклиально, 2-клеточные, узкоэллипсоидные, светлые, 13–15 × 5–5.5 мкм. Поверхность спор гладкая.

Иллюстрации: Rikkinen (2003a); рис. 53 (вклейка).

Таксономические особенности. Легко идентифицируется по характерной форме апотециев, несущих по несколько головок на одной ножке, неравномерно утолщенному эпитецию, через разрывы на относительно тонких участках которого споры могут проникать на поверхность апотециального диска и формировать отдельно расположенные участки мацерации. Близок к *C. golubkovaе*, который также характеризуется крупными, нередко покрытыми белым налетом апотециями с часто многочисленными головками, длинными сумками, крупными спорами с гладкой оболочкой, а также обитанием на смоле хвойных деревьев, однако последний вид отличается строением эксципула, состоящего из изодиаметрических клеток, и относительно меньшими размерами апотециев, сумок и спор.

Экология и распространение. Встречается на смоле *Tsuga heterophylla*, в затененных местообитаниях. Высота: 300–700 м над ур. м. Известен только из нескольких местонахождений на северо-западе Северной Америки — штат Орегон (Rikkinen, 2003a).

Исследованные образцы: США. Голотип (Н).

30. ***Chaenothecopsis nigropedata*** Tibell, Symb. Bot. Upsal. 27, 1: 135 (1987).

Т и п : Новая Зеландия, «South Island, Southland, Longwood State Forest, 19 km NNW of Riverton, alt. 150 m, on decorticated stump in *Nothofagus mensiesii* forest», 1981, Tibell, n° 10428 (UPS: голотип; LE: изотип).

Апотеции ассоциированы с водорослями порядка *Chlorococcales* или фотобионт отсутствует. Апотеции сильно варьируют в размерах, обычно крупные, (0.8) 1.2–1.5 (2.2) мм выс., черные, блестящие, без налета, на длинных, нередко спиралевидно изогнутых ножках. Головки апотециев от обратоконических до субсферических, часто бесформенные, (0.10) 0.15–0.20 (0.28) мм в диам. Эпитеций тонкий, красновато-коричневый. Гимений светлый. Гипотеций 100–110 мкм выс., с зеленоватым или коричневым оттенком. Эксципул хорошо развит, 15–25 мкм толщ., сформирован как продолжение наружных слоев ножки, красновато-коричневый, состоит из периклиально ориентированных гиф. Ножки апотециев обычно изогнутые, иногда прямые, (0.04) 0.04–0.06 (0.08) мм в диам., черные, блестящие. Ножка состоит из коричневых, плотно расположенных, однообразно периклиально ориентированных гиф. Под воздействием К апотеции не набухают, все части апотециев К–, Н–. Сумки (38.0) 40.2–44.2 (49.0) × (2.8) 3.0–3.2 (3.5) мкм,

цилиндрические. Апикальное утолщение сумок пронизано каналом. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклиально или слегка наклонно ориентированы, 2-клеточные, эллипсоидные, светло-коричневые, (7.0) 7.8–8.6 (9.0) × (2.0) 2.4–2.60 (3.0) мкм. Перегородка спор менее контрастная, чем клеточная стенка. Поверхность спор под световым микроскопом выглядит гладкой, под СЭМ виден орнамент в виде продольных гребней или оболочка гладкая.

Иллюстрации: Tibell (1987b); рис. 54 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется крупными, черными, блестящими апотециями на длинных, тонких, нередко спиралевидно изогнутых ножках, ножкой, состоящей из темных, периклиально ориентированных гиф, 2-клеточными спорами с орнаментом в виде продольных гребней и тонкой слабо пигментированной перегородкой, негативной реакцией с К и Н. *C. pusilla* также характеризуется 2-клеточными спорами с гладкой оболочкой и тонкой слабо пигментированной перегородкой, негативной реакцией с К и Н, однако отличается часто светлыми у основания ножками, при этом ножка состоит из беспорядочно переплетенных гиф, светлых в центральной части и зеленоватых или коричневых в наружных слоях ножки, более периклиально ориентированных в верхней части.

Экология и распространение. Сапрофит на древесине хвойных, реже лиственных деревьев, во влажных местообитаниях, в умеренных широтах. Был собран на *Abies fabri*, *A. nephrolepis* и *A. nordmanniana* в Евразии, на *Agathis australis* и *Nothofagus* spp. в Новой Зеландии. Высота: 0–3000 м над ур. м. Первоначально описан из Новой Зеландии (Tibell, 1987b), позднее был найден в Юго-Восточной Азии (Titov, 2000; Вэй, Титов, 2001), на Дальнем Востоке и на Кавказе.

Исследованные экзикаты. Tibell: Cal. exs. 160 (LE, UPS).

Исследованные образцы. Китай. Сычуань, 1998, Титов, n° 6619 (LE, L-HMAS, UPS), 1999, Титов, n° 6749 (LE). Новая Зеландия. Голотип (UPS). Россия. Северный Кавказ: Краснодарский край, Адыгейская АО, Майкопский р-н, Гузерипль, плато Абаго, 1993, Титов, n° 4532 (LE). Дальний Восток: Хабаровский край, Верхне-Буреинский р-н, Буреинский заповедник, 1990, Титов, n° 3608, 4487 (LE).

31. ***Chaenothecopsis ochroleuca*** (Koerb.) Tibell et K. Ryman, Nova Hedwigia, 60: 208 (1995).

Базионим: *Calicium ochroleucum* Koerb., Parerga Lichenol.: 295 (1865).

Т и п : Польша, «Damerau», 1865, Ohlert (S: голотип — в состоянии, непригодном для исследования; H-Nyl: неотип, предложен Tibell, Ryman, 1995).

Синонимы:

Chaenothecopsis leprosa Goward, Lichens of British Columbia, 2: 98 (1999). — Т и п : Канада, «British Columbia, Wells Gray prov. Park», 1996, Goward, n° 96-945 (герб. Goward: голотип).

Chaenothecopsis leprosula Goward, Lichens of British Columbia, 2: 97 (1999). — Т и п : Канада, «British Columbia, Wells Gray prov. Park», 1979, Goward, n° 79-34-4 (герб. Goward: голотип).

Strongyleuma koerberi Nád., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 36: 322 (1934). — Т и п : Австрия, «Carinthia, Klagenfurt», Steiner (W: лектотип: Lojka, Lichenoth. univ. 152, предложен Tibell, Ryman, 1995 — non vidi). — *Calicium koerberi* (Nád.) Oхп., Флора лиш. Укр. 1: 313 (1956). — *Chaenothecopsis koerberi* (Nád.) Tibell, Beih. Nova Hedwigia, 79: 666 (1984).

Апотеции мелкие, (0.1) 0.3–0.5 (0.6) мм выс., на светлых ножках, покрытых белым налетом, иногда почти сидячие. Головки апотециев от субсферических до полусферических, (0.10) 0.16–0.20 (0.25) мм в диам., черные, иногда с красным оттенком на нижней поверхности. Эпитеций слабо развит. Гипотеций светло-коричневый, состоит из беспорядочно переплетенных гиф. Гимений и гипотеций часто содержат красные кристаллы. Эксципул слабо развит, 10–15 мкм толщ., коричневый, состоит из 2–3 слоев периклиально ориентированных темных клеток. Ножки апотециев прямые, (0.04) 0.04–0.05 (0.07) мм в диам., светлые, покрытые белым налетом. Ножка состоит из светлых беспорядочно переплетенных гиф, более периклиально ориентированных в верхней части. Все части апотециев Н–, под действием К кристаллы в головке апотециев растворяются, что приводит к появлению красного окрашивания, однако реакция быстро проходит или окраска становится зеленой. Сумки (25.0) 34.8–43.6 (45.0) × (3.0) 4.0–4.5 (4.5) мкм, цилиндрические или узкобулавовидные, иногда бесформенные. Апикальное утолщение сумок имеет узкий канал. Споры расположены в сумках в 1 или 2 ряда, ориентированы периклиально или слегка наклонно по отношению к оси сумки, одноклеточные, веретеновидные, темно-коричневые, (6.0) 7.4–7.8 (8.0) × (2.0) 3.5–4.3 (4.5) мкм, с ареолированной оболочкой под СЭМ и гладкой под световым микроскопом.

Иллюстрации: Tibell, Ryman (1995); рис. 55 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется мелкими апотециями, светлыми ножками с белым налетом, темными одноклеточными веретеновидными спорами, строением аскокарпа и К+ реакцией. *C. hospitans* также имеет мелкие апотеции, похожие споры, содержит красные кристаллы в апотециях и обитает на *Haematomma ochroleucum*, однако отличается темными ножками и строением аскокарпа, ножка у *C. hospitans* состоит из изодиаметрических клеток.

Экология и распространение. Встречается на коре лиственных деревьев во влажных местообитаниях в умеренных широтах, где обитает в качестве паразита-парасимбионта на слоевище *Haematomma ochroleucum*. Был собран на *Acer* spp., *Alnus incana*, *Carpinus betulus*, *Fagus orientalis*, *Padus* sp., *Phellodendron amurense*, *Rhododendron* sp., *Sorbus* spp., *Tsuga* sp. Высота: 400–3000 м над ур. м. Редкий вид; известно несколько его местонахождений в Северной Евразии. Описан с территории Польши (Koerber, 1865), был обнаружен также в Центральной и Восточной Европе (Servít, Nádvorník, 1931; Nádvorník, 1932, 1934, 1942a; Окснер, 1956в; Макаревич, 1963; Помс, 1975; Макаревич и др., 1982; Tibell, Ryman, 1995; Groner, 2006), в Сибири (Седельникова, 2001), на Дальнем Востоке России (Titov, Tibell, 1993), на Камчатке (Titov, Kuznetsova, Himelbrant, 2004), в Китае

(Вэй, Титов, 2001), на Кавказе (Titov, 1998), в Северной Америке (Selva, Tibell, 1999) и в Юго-Восточной Азии (Titov, 2000, 2001; Вэй, Титов, 2001).

Исследованные эксикаты. Arnold: Lich. exs. 1086 — как *Calicium paroicum* (H); Lojka: Lichenoth. univ. 152 — как *Calicium paroicum* (UPS); Nádvorník: Cal. exs. 17 — как *Strongyleuma koerberi* (BRA, UPS); Suza: Lich. bogemosl. 213 — как *Calicium ochroleucum* (LE).

Исследованные образцы. **Австрия.** Karnten, Arnold (H); Klagenfurt, Steiner (LE); Tirol, Stubai Alpen, 1973, Santesson, n° 24902 (UPS). **Азербайджан.** Ленкоранский р-н, Белясар, 1987, Титов, n° 1431, 1443, 1458 (LE). **Италия.** Predazzo, 1884, Lojka (W). **Канада.** British Columbia, Wells Gray prov. Park, 1996, Goward (герб. Goward). **Китай.** Гири, 1994, Титов, n° 6142, 6143, 6144 (LE); Сычуань, 1998, Титов, n° 6552, 6586 (LE). **Польша.** Неотип (UPS). **Россия.** Дальний Восток: Хабаровский край, Хабаровский р-н, Большехехцирский заповедник, 1990, Титов, n° 4336 (LE). **Украина.** Užhorod, Huta, 1935, Nádvorník (BRA); Užhorod, Onokovce, 1935, Nádvorník (LE).

32. *Chaenothecopsis oregana* Rikkinen, Ann. Bot. Fenn. 40: 446 (2003b).

Т и п : США «Oregon, Benton Co., Mc Donald Research Forest, on exudate and lignum in beaver scar at trunk base of living *Abies grandis*», 1998, Rikkinen, n° 98363 (H: голотип).

Фотобионт отсутствует. Апотеции сильно варьируют в размерах, (0.3) 0.5–1.0 (2.5) мм выс., черные. Головки апотециев от обратнойцевидных до субсферических и линзовидных, (0.1) 0.12–0.2 (0.25) мм в диам. Гипотеций светлый. Эксципул коричневый, состоит из периклиально ориентированных гиф. Ножки апотециев извилистые, разветвленные, (0.03) 0.07–0.09 (0.15) мм в диам., черные, блестящие. Ножка состоит из периклиально ориентированных, красновато-коричневых гиф, содержит многочисленные гранулы красного пигмента. При действии К красный оттенок гиф интенсифицируется. Все части апотециев Н–. Сумки 28–35 × 2.5–3 мкм, цилиндрические, с каналом в апикальном утолщении. Споры одноклеточные, эллипсоидные, светло-коричневые, (4.9) 5.7–6.5 (7.7) × (2.5) 2.6–2.8 (3.0) мкм. Поверхность спор под световым микроскопом выглядит гладкой.

Иллюстрации: Rikkinen (2003b); рис. 56 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется длинными, нередко разветвленными апотециями, одноклеточными светлыми спорами, анатомией аскокарпа, наличием красного пигмента в ножке и обитанием на смоле хвойных деревьев.

Экология и распространение. Встречается на смоле *Abies* и *Tsuga*, во влажных местообитаниях, на западе Северной Америки (Орегон). Высота: 150–1300 м над ур. м. (Rikkinen, 2003b).

Исследованные образцы. **США.** Голотип (H).

33. *Chaenothecopsis parasitaster* (Bagl. et Carestia) D. Hawksw., Trans. Brit. Mycol. Soc. 74, 3: 655 (1980).

Базионим: *Calicium pusillum* var. *parasitaster* Bagl. et Carestia, Atti Soc. Crittog. Ital. 2: 246 (1880).

Т и п : Италия (MOD: голотип — non vidi; UPS: изотип).

Синонимы: *Calicium parasitaster* (Bagl. et Carestia) Zopf, Hedwigia: 323 (1896).

Апотеции 0.7–1.0 мм выс., черные, без налета. Головки апотециев от обратнokonических до линзовидных и субсферических, 0.08–0.10 мм в диам. Эпитеций коричневый. Эксципул 10–15 мкм толщ., сформирован как продолжение наружных слоев ножки, состоит из периклиально ориентированных гиф. Ножки апотециев прямые или изогнутые, 0.05–0.06 мм в диам., черные, блестящие. Ножка состоит из периклиально ориентированных, светлых в центральной части и коричневых в наружных слоях ножки гиф. Все части апотециев К–, Н–. Сумки 25–35 × 3–4 мкм, цилиндрические, с узким каналом в апексе. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклиально ориентированы, 2-клеточные, эллипсоидные, светло-коричневые, 6–7 × 2–3 мкм. Перегородка спор менее контрастная, чем клеточная стенка. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая.

Таксономические особенности. Характеризуется черными без налета апотециями, 2-клеточными спорами с гладкой оболочкой и тонкой слабо пигментированной перегородкой, негативной реакцией апотециев с К и Н, а также обитанием на слоевище лишайников рода *Cladonia*.

Экология и распространение. Сапрофит-паразит на слоевищах лишайников рода *Cladonia*, наиболее часто обнаруживается на *Cladonia digitata*. Известен из нескольких местонахождений в Европе (Purvis et al., 1992; Tibell, 1999) и Северной Америке (Peterson, Rikkinen, 1999).

Исследованные эксикаты. Vězda: Lich. sel. exs. 1824 (H).

Исследованные образцы. **Великобритания.** Scotland, Easternness, 1976, Tibell, n° 6483 (UPS). **Финляндия.** Nylandia, 1979, Ahti, n° 37783 (H).

Примечание. Необходимость придать *C. parasitaster* ранг самостоятельного вида основана на молекулярно-генетических данных, однако эта информация стала доступной (Tibell — устное сообщение), когда настоящая рукопись была подготовлена к печати. Поэтому *C. parasitaster* не включен в эколого-географический анализ, где он рассматривается как синоним *C. pusilla*.

34. ***Chaenothecopsis pilosa*** Tibell et Kalb in Tibell et K. Ryman, Nova Hedwigia, 60, 1–2: 211 (1995).

Т и п : Танзания, «Arusha prov., mount Meru, alt. 2100–2200 m, on thallus of *Tylophoron moderatum*», 1971, Santesson, n° 23009 (UPS: голотип).

Апотеции на коротких ножках или почти сидячие, около 0.1 мм выс., черные, без налета, с сильно загнутым внутрь краем эксципула, иногда растут группами по несколько экземпляров. Мазедий хорошо развит. Головки апотециев от полу-сферических до почти сферических, (0.12) 0.16–0.18 (0.20) мм в диам. Эпитеций тонкий, желтовато-коричневый. Гипотеций также желтовато-коричневый, состоит из изодиаметрических клеток. Эксципул хорошо развит, 20–30 мкм толщ., зеленый или зеленовато-коричневый, состоит из 2–3 слоев изодиаметрических толстостенных склеротизированных клеток, 3–4 мкм в диам. Снаружи эксципул покрыт волосками 5–20 мкм дл. и 1.5–2 мкм толщ., состоящими из коричневых

неразветвленных гиф, развивающихся из наружных клеток эксципула. Все части апотециев К–, Н–. Ножки апотециев отсутствуют или очень короткие, прямые, (0.05) 0.05–0.06 (0.07) мм в диам., черные с красноватым оттенком. Ножка состоит из красновато-коричневых, периклиально ориентированных гиф. Сумки (30.0) 32.5–34.5 (35.0) × (2.5) 3.0–4.0 (4.5) мкм, цилиндрические с сильно утолщенным апексом. Апикальное утолщение сумок имеет узкий канал. Споры расположены в сумках в 1 ряд, ориентированы наклонно, иногда периклиально по отношению к оси сумки, одноклеточные, широкоэллипсоидные, темно-коричневые, (5.2) 5.8–6.0 (6.2) × (2.0) 2.2–3.0 (3.2) мкм. Поверхность спор с орнаментом в виде продольных гребней, почти не различимых под световым микроскопом.

Иллюстрации: Tibell, Ryman (1995); рис. 57 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется мелкими апотециями, сидячими или на коротких ножках, часто сгруппированными вместе по несколько экземпляров, строением эксципула, состоящего из изодиаметрических клеток, наличием многочисленных волосков на поверхности эксципула и обитанием на слоевище *Tylophoron moderatum*. По своим признакам значительно отличается от других представителей семейства *Mycocaliciaceae*, уточнение его таксономического ранга требует дополнительного материала и исследований.

Экология и распространение. Встречается в затененных местообитаниях на коре лиственных деревьев, где обитает на слоевище *Tylophoron moderatum* и *Chiodecton* spp. Был собран на стволах *Lithocarpus cleistocarpus*, *Podocarpus* spp. и *Eugenia sandevicensis*. Высота: 0–2200 м над ур. м. Распространен в дождевых тропических лесах, известен из Танзании, Папуа — Новой Гвинеи, с Гавайских островов (Tibell, Ryman, 1995), из тропической Южной Америки (Tibell, 1998с) и Юго-Восточной Азии (Titov, 2001; Вэй, Титов, 2001).

Исследованные образцы. **Китай.** Сычуань, Тибетский автономный округ, восточный склон горы Гонгга, 1999, Титов, n° 6653 (LE). **Танзания.** Голотип (UPS).

35. ***Chaenothecopsis pusilla*** (Ach.) A.F.W. Schmidt, Mitt. Staatsinst. Allg. Bot. Hamburg, 13: 151 (1970).

Базионим: *Calicium claviculare* * *pusillum* Ach., Kongl. Vetensk. Acad. Nya Handl. 1808: 279 (1808).

Т и п : без указания местонахождения (BM-Ach 204: голотип — non vidi); Швеция, «Västerbotten, Vindeln par.», 1989, Tibell, n° 18565 (UPS: неотип, предложен Tibell, 1999).

Синонимы:

Calicium pusillum (Ach.) Flörke, Deutch. Lich.: 6 (1821). — *Mycocalicium pusillum* (Ach.) Räs., Ann. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo, 3: 343 (1926).

Calicium asikkalense Vain., Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. 57, 1: 49 (1927). — Т и п : Финляндия, «Tavastia australis», 1862, Norrlin (H: голотип).

Calicium culmigenum de Not. et Bagl. Comment. Soc. Crittog. Ital. 1, 4: 326 (1863). — Т и п : Италия (MOD: голотип — non vidi), по описанию и литературе (Zahlbruckner, 1922), принадлежит к *Chaenothecopsis pusilla*.

Calicium floerkei Zahlbr., Cat. Lich. Univ. 1: 601 (1922) — nomen invalidum (весь просмотренный материал *C. floerkei* в LE, UPS и других гербариях принадлежит к *Chaenothecopsis pusilla*).

Calicium lenticulare var. *debile* Nyl. — Т и п : Финляндия, без указания точного местонахождения (Н: голотип).

Calicium pusillum f. *botryocarpum* B. de Lesd., Bull. Soc. Bot. France, 69: 766 (1922). — Т и п : Мексика (UPS: изотип — в состоянии, непригодном для исследования), по описанию и литературе (Zahlbruckner, 1922), принадлежит к *Chaenothecopsis pusilla*.

Calicium pusillum var. *subtile* Hepp, Flechten Eur. 605 (1860). — Т и п : Германия (UPS: изотип) — nomen nudum.

Calicium subpusillum Vain., Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. 57, 1: 50 (1927). — Т и п : Финляндия, «Ad corticem *Quercus* in Ruissalo, Vainio et B. Poppius» (TUR: лектотип, предложен Tibell, 1975). — *Chaenothecopsis subpusilla* (Vain.) Tibell, Symb. Bot. Upsal. 21, 2: 47 (1975).

Calicium subpusillum var. *subpusiolum* Vain. ex Alm., (TUR: голотип).

Calicium subtile sensu Fr., Sched. crit. exs. Suec.: 6 (1824). — Т и п : Швеция, без указания других данных (UPS: голотип).

Chaenothecopsis albopes Goward, Lichens of British Columbia, 2: 99 (1999). — Т и п : Канада, «British Columbia, Wells Gray prov. Park», 1996, Goward, n° 96-1069 (герб. Goward: голотип).

Chaenothecopsis hypocenomyce Goward, Lichens of British Columbia, 2: 98 (1999). — Т и п : Канада, «British Columbia, Wells Gray prov. Park», 1996, Goward, n° 96-1258 (герб. Goward: голотип).

Chaenothecopsis viridipusilla Goward, Lichens of British Columbia, 2: 100 (1999). — Т и п : Канада, «British Columbia, Wells Gray prov. Park», 1996, Goward, n° 96-1209 (герб. Goward: голотип).

Embolidium elevatum Vain., Ann. Acad. Sci. Fenn.: 66 (1928). — Т и п : Россия, Тюменская обл. (TUR: голотип).

Embolidium italicum Sacc., Syll. Fung. 8: 835 (1889). — Т и п : Италия (PAD: голотип — non vidi), весь просмотренный материал *E. italicum* в LE, UPS и других гербариях принадлежит к *Chaenothecopsis pusilla*. — *Calicium italicum* (Sacc.) Gola, Herb. Mycol. Sacc.: 113 (1930).

Embolidium italicum var. *ramulosa* Räs., Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo, 18: 98 (1943). — Т и п : Финляндия (Н: голотип).

Embolidium italicum var. *valida* Räs., Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo, 18: 98 (1943). — Т и п : Финляндия (Н: голотип).

Mycocalicium norvegicum Vain. in Navaas, Bergens Mus. Årbok: 35 (1909). — Т и п : Норвегия (TUR: изотип).

Апотеции ассоциированы с водорослями порядков *Chlorococcales* и *Ulotrichales* или фотобионт отсутствует. Апотеции сильно варьируют в размерах, (0.7) 0.8–1.2 (1.5) мм выс., черные, ножки часто светлые у основания, без налета. Голов-

ки апотециев от обратноконических до линзовидных и субсферических, часто бесформенные, (0.08) 0.10–0.20 (0.30) мм в диам. Эпитеций тонкий, зеленовато-коричневый. Гимений и гипотеций светлые с зеленоватым или коричневым оттенком. Гипотеций 80–100 мкм выс. Эксципул 8–15 мкм толщ., сформирован как продолжение наружных слоев ножки, зеленоватый или коричневый, состоит из беспорядочно переплетенных, в целом периклинально ориентированных гиф. Ножки апотециев прямые или изогнутые, (0.02) 0.04–0.08 (0.10) мм в диам., черные, блестящие, часто светлые у основания. Ножка состоит из беспорядочно переплетенных гиф, светлых в центральной части и зеленоватых или коричневых в наружных слоях ножки, более периклинально ориентированных в верхней части. Под воздействием К апотеции сильно набухают, при этом все части апотециев К–, Н–. Сумки (28.0) 29.4–38.2 (40.5) × (2.8) 2.9–3.4 (3.7) мкм, цилиндрические. Апикальное утолщение сумок имеет узкий канал. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклинально или слегка наклонно ориентированы, 2-клеточные, эллипсоидные, светло-коричневые, (5.5) 6.2–7.0 (8.0) × (1.8) 2.0–3.0 (3.0) мкм. Перегородка спор менее контрастная, чем клеточная стенка. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая, под СЭМ наблюдается слабо развитый орнамент.

Иллюстрации: Schmidt (1970b), Tibell (1987b); рис. 58 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется 2-клеточными спорами с гладкой оболочкой и тонкой слабо пигментированной перегородкой, часто светлыми у основания ножками и негативной реакцией с К и Н. Крайне полиморфный вид; вероятно, в настоящее время под названием *C. pusilla* объединена группа близких видов, однако на основании только анатомо-морфологических методов дальнейшие таксономические исследования группы «*C. pusilla*» не представляются возможными.

Экология и распространение. Сапрофит на древесине, реже коре хвойных и лиственных деревьев, часто в ассоциации с другими калициоидными лишайниками и грибами, иногда как паразит на слоевищах лишайников, особенно видов рода *Chaenotheca*, и колониях свободноживущих водорослей, во влажных, иногда сухих и открытых местообитаниях, от холодно-умеренных до субтропических широт. Один из самых распространенных видов, обнаружен практически во всех коллекциях, на всех субстратах, кроме живой коры деревьев. Высота: 0–3500 м над ур. м. Широко распространен в обоих полушариях. Отмечен для Скандинавии (Norrin, 1876; Vainio, 1878; Nylander, 1881; Laurila, 1940; Tibell, 1999), Прибалтики (Dietrich, 1859; Neugel, 1869; Bruttan, 1870; Мережковский, 1913; Сымермаа, 1965; Randlane, Saag, 1999), Великобритании (Turner, Borrer, 1839; Smith, 1918; Purvis et al., 1992), Испании (Etayo, 1989), Франции (Harmand, 1905), Италии (Baglietto, Carestia, 1888), Германии (Sydow, 1887; Saccardo, 1889; Migula, 1930; Keissler, 1938; Schmidt, 1970; Wirth, 1995), Восточной Европы и Карпат (Szatala, 1922, 1927; Servit, Nádvořník, 1931; Nádvořník, 1932, 1939–1940, 1940; Окснер, 1956; Макаревич, 1963; Ромс, 1975; Макаревич и др., 1982), Белоруссии (Голуб-

ков, Титов, 1990), Крыма (Титов, 1998а); севера европейской части России (Херманссон, 1997; Гимельбрант, Мусякова, Титов, 2001а; Урбанавичене, 2005), Ленинградской обл. (Голубкова, Соколова, Титов, 1995), Сибири (Vainio, 1928; Титов, 1984а, 1985б, 1990а; Седельникова, 1990, 1996, 2001; Урбанавичене, 1998; Воронюк, Макрый, 2002), Дальнего Востока (Ромс, 1967; Титов, 1991а; Titov, Tibell, 1993; Вэй, Титов, 2001), Монголии (Голубкова, 1981), Китая (Вей, Титов, 2001), Северной (Tibell, 1975; Thomson, 1984; Goward, 1999) и Южной Америки (Tibell, 1998с), Юго-Восточной Азии (Titov, 2000; Вэй, Титов, 2001) и Австралии (Tibell, 1987b).

Исследованные экзикаты. Arnold: Lich. monacensis exs. 58 (H); Claudel, Harmand: Lich. gallici praecipui exs. 310 (H); Flörke: Lich. Germ. 26; Fries: Lich. Eur.; Fries: Lich. Succ. 14, 15 (UPS); Navaas: Lich. exs. norv. 217 (H); Krypt. exs. 1525 (LE), 1527 (H); Rabenhorst: Lich. eur. 90 (LE), 463 (H); Reichenbach, Schubert: Lich. exs. 30 (LE); Nádvořník: Cal. exs. 33 — как *Embolidium italicum* (BRA, H); Norrlin, Nylander: Herb. Lich. Fenn.; Obermayer: Lichenotheca Graecensis 63 (H); Schaerer: Lich. Helv. 338, 605; Tibell: Cal. exs. 36 — как *Chaenothecopsis subpusilla*, 63, 117, 187, 240 (LE, UPS), 2076 (H); Zwack-Holzhausen: Lich. exs. 14 (LE).

Исследованные образцы. **Австрия.** Salzburgia, 1981, Haffelner (H); Styria, 1891, Haffelner, n° 9041 (H), Tirol, Otztal, Umwalden, 1971, Tibell, n° 4505, 4516 (UPS). **Белоруссия.** Пригубская равнина, 1985, Голубков (MSK). **Великобритания.** Scotland, East Inverness, Abernathy forest, 1976, Tibell, n° 6453 (UPS), Guisachan forest, 1976, Tibell, n° 6481 (UPS); Aberdeen, Ballochbuie forest, 1984, Coppins, n° 10664 (UPS). **Венгрия.** Somogy, Zselic Nat. reserve, 1994, Tibell, n° 19983 (UPS), Bukk Mts., 1994, Tibell, n° 19994 (UPS). **Германия.** Bayern, Ammergauern Alpen, 1971, Tibell, n° 4555 (UPS); Oberbayern, NWR Fasanerie im Korbinianiholz, 1990, Nadatsch, n° 7735 (UPS). **Грузия.** Боржомский р-н, пос. Тадзрис, 1983, Титов, n° 1362, 1371 (LE); Лагодехский р-н, Лагодехи, 1987, Титов, n° 1466, 1467, 2809 (LE); Абхазия, Гудаутский р-н, мыс Пицунда, 1988, Титов, n° 1541 (LE), оз. Рица, 1988, Титов, n° 1563, 1569 (LE), пос. Мюссера, Мюссерский заповедник, 1988, Титов, n° 1522 (LE). **Испания.** Navarra, Larra, 1987, Etayo (UPS). **Италия.** Trentino-Alto Adige, Ortlergruppe, Martelltal, 1971, Tibell, n° 4467 (UPS), Trentino-Alto Adige, Sarntaler Alpen, 1971, Tibell, n° 4438 (UPS); Toscana, Lucca prov., Bagni di Lucca, 1985, Coppins, n° 12144, 12477 (UPS). **Канада.** Ontario, Renfrew Co., 1972, Tibell, n° 4632 (UPS). **Китай.** Гирин, заповедник Чангбайшан, 1984, Титов, n° 5142, 5236 (LE); Синцзян, 1988, Титов, n° 5475 (LE, L-HMAS); Сычуань, Тибетский авт. округ, гора Гонгга, 1988, Титов, n° 6551 (LE, L-HMAS). **Норвегия.** Nord-Trondelag, 1993, Haikonen, n° 15421 (H). **Польша.** Woj. Bielskie, Beskid Mali, 1962, Nowak, n° 9492b (KRAM-L), Beskid Zywiecki, 1965, Nowak, n° 17189 (KRAM-L). **Россия.** *Европейская часть:* Кольский полуостров, Мурманская область, Печенгский р-н, пос. Луостари, 1981, Титов, n° 766, 784, 805 (LE); Ленинградская обл., 1980, Титов, n° 198, 235, 269 (LE); Псковская обл., 1982, Титов, n° 447, 476 (LE). *Северный Кавказ:* Краснодарский край, Адыгейская АО, Апшеронский р-н, Камышанова поляна, 1982, Титов, n° 527 (LE), 1993, Титов, n° 4548 (LE), 1982, Криворотов (KBAI), Майкопский р-н, Гузерипль, плато Абаго, 1993, Титов, n° 4669 (LE). *Сибирь:* Таймыр, плато Путорана, оз. Капчук, 1982, Титов, n° 307, 318, 319, 321–329, 363, 398, 400, 444, 449 (LE); Западная Сибирь, Енисейск, Подкаменная Тунгуска, 1876, Brenner (H); Саяны, Саяно-Шушенский заповедник, 1984, Титов, n° 812 (LE); Бурятия, Байкальский заповедник, 1983,

Титов, n° 571 (LE), Баргузинский заповедник, 1983, Титов, n° 885, 899 (LE). *Дальний Восток:* Хабаровский край, Верхне-Буреинский р-н, Буреинский заповедник, 1990, Титов, n° 3728 (LE), Хабаровский р-н, Большехейский заповедник, 1990, Титов, n° 3995 (LE), Аяно-Майский р-н, мыс Нельканский, 1989, Микулин (VLA); Приморский край, Лазовский р-н, Лазовский заповедник, 1990, Титов, n° 3869, 4082, 4164, 4165, 4228, 4421 (LE), Уссурийский р-н, Уссурийский заповедник, 1990, Титов, n° 4437, 4461, 4474 (LE), Хасанский р-н, заповедник «Кедровая падь», 1984, Титов, n° 429 (LE), 1990, Титов, n° 4999 (LE); Сахалинская обл., о. Сахалин, Поронайский р-н, Поронайский заповедник, 1996, Титов, n° 5425 (LE), о. Итуруп, 1996, Титов, n° 5992 (LE), о. Кунашир, 1989, Титов, n° 2695 (LE); Камчатка, Козыревский р-н, Козыревск, 1984, Титов, n° 1417 (LE), Кроноцкий заповедник, 1983, Микулин (VLA). **Словакия.** 1986, Farkas (H). **США.** Michigan, Cheboygan Co., 1977, Tibell, n° 7464 (UPS); North Carolina, Pisgah national forest, 1979, Buch, n° 1157, 1160 (UPS); Virginia, Giles county, 1978, Buch, n° 29406 (KRAM-L). **Украина.** Крым, Алуштинский р-н, Крымское заповедно-охотничье хозяйство, 1959, Копачевская (KW), 1961, Ромс (KW), 1989, Титов, n° 1896, 1900, 2152, 2157, 2171 (LE); Бахчисарайский р-н, 1990, Кондратюк (KW). **Финляндия.** Kuusamo, 1938, Laurila (BP). **Швеция.** Lappmark, 1991, Ahti (H).

36. *Chaenothecopsis pusiola* (Ach.) Vain., Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. 57 (1): 70 (1927).

Базионим: *Calicium pusiolum* Ach., Kongl. Vetensk. Acad. Handl. 1817: 231 (1817).

Т и п : Швеция, «Habitat in Svecia ad ligna Alnea laevigata. Fries» (H-Ach: голотип).

Синонимы:

Mycocalicium pusiolum (Ach.) Räs., Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. 47, 1: 70 (1927).

Coniocybe nigricans Fr., Sched. Crit.: 3 (1824). — Т и п : Швеция, без указания точного местонахождения (UPS: голотип).

Calicium floerkei var. *polycephalum* Szatala et Timko, Bot. Közlem.: 86 (1925). — Т и п : Венгрия, «Domos», 1925, Timko et Szatala (BP: голотип).

Calicium lignicolum Nád., Preslia, 18/19: 128 (1940a). — Т и п : Украина, Карпаты, «Rachovo, Balzatur-Klausur, 1300», 1935, Nádvořník (BRA: голотип). — *Chaenothecopsis lignicola* (Nád.) A.F.W. Schmidt, Mitt. Staatsinst. Allg. Bot. Hamburg, 13: 153 (1970b).

Апотеции ассоциированы с водорослями рода *Stichococcus*. Апотеции (0.5) 0.6–0.9 (1.0) мм выс., черные, ножки часто светлые у основания, без налета. Головки апотециев от линзовидных до полусферических, часто бесформенные, (0.10) 0.15–0.25 (0.35) мм в диам. Эпитеций тонкий, коричневый. Гимений светлый. Гипотеций 50–70 мкм выс., желтовато-коричневый. Эксципул хорошо развит, 15–25 мкм толщ., сформирован как продолжение наружных слоев ножки, коричневый, состоит из беспорядочно переплетенных, в целом периклиально ориентированных гиф. Ножки апотециев прямые или изогнутые, (0.04) 0.06–0.08 (0.10) мм в диам., черные, блестящие, часто светлые у основания. Ножка состоит из беспорядочно переплетенных гиф, светлых в центральной части и коричневых в наружных слоях ножки. Ножка содержит многочисленные гранулы жел-

товато-красноватого пигмента. При действии К апотеции сильно набухают, при этом все части апотециев, содержащие пигмент, приобретают красное окрашивание, однако реакция быстро прекращается и цвет тканей ножки становится зеленовато-коричневым. Все части апотециев Н-. Сумки (28.0) 30.2–36.2 (39.0) × (2.7) 2.9–3.5 (3.8) мкм, цилиндрические. Апикальное утолщение сумок имеет узкий канал. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклинально или слегка наклонно ориентированы, 2-клеточные, эллипсоидные, светло-коричневые, (5.5) 6.0–6.4 (7.0) × (2.0) 2.2–2.8 (3.0) мкм. Перегородка спор менее контрастная, чем клеточная стенка. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая, под СЭМ наблюдается слабо развитый орнамент.

Иллюстрации: Schmidt (1970b); рис. 59 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется некрупными апотециями на часто светлых ножках, 2-клеточными спорами с гладкой оболочкой и тонкой слабо пигментированной перегородкой, присутствием в апотециях желтовато-красноватого пигмента, дающего быстро проходящую красную реакцию с К, анатомией аскокарпа и обитанием на древесине хвойных деревьев. *C. pusilla* по всем признакам близок к *C. pusilla* и отличается только присутствием в апотециях пигмента, дающего реакцию с К.

Экология и распространение. Встречается на древесине хвойных деревьев, часто в ассоциации с другими калициоидными лишайниками и грибами, иногда как паразит на слоевищах лишайников, особенно видов рода *Chaenotheca*, и колониях свободноживущих водорослей, во влажных местообитаниях, от холоднотемпературных до субтропических широт. Был собран на *Abies fabri*, *A. nephrolepis*, *A. sachalinensis*, *Larix* spp., *Picea* spp., *Pinus* spp., *Tsuga chinensis*, *Thuja* spp. Высота: 200–3500 м над ур. м. Широко распространен в бореальной зоне Северного полушария. Отмечен для Скандинавии (Acharius, 1817; Fries, 1824; Vainio, 1927; Tibell, 1999), Прибалтики (Randlane, Saag, 1999), Великобритании (Purvis et al., 1992), Испании (Terron et al., 1992), Германии (Wirth, 1995), Центральной и Восточной Европы (Timko, 1925; Окснер, 1956; Макаревич, 1963; Ромс, 1975; Nowak, Tobolewski, 1975; Макаревич и др., 1982; Groner, 2006), Белоруссии (Голубков, Титов, 1990), севера европейской части России (Херманссон, 1997; Гимельбрант, Мусякова, Титов, 2001а; Урбанавичене, 2005), Ленинградской обл. (Голубкова, Соколова, Титов, 1995), Сибири (Титов, 1985б, 1990а; Урбанавичене, 1998; Воронюк, Макрый, 2002), Дальнего Востока (Титов, 1991а; Titov, Tibell, 1993; Вэй, Титов, 2001; Titov, Kuznetsova, Himelbrant, 2004), Северной Америки (Tibell, 1975; Goward, 1999; Peterson, Rikkinen, 1999) и Юго-Восточной Азии (Titov, 2000; Вэй, Титов, 2001). Известен также из Новой Зеландии (Tibell, 1987b).

Исследованные экзикаты. *Plantae Graecensis* 462 (H); Tibell: Cal. exs. 89 — как *Chaenothecopsis lignicola*; 241 (H).

Исследованные образцы. **Белоруссия.** Пригубская равнина, 1985, Голубков (MSK). **Великобритания.** Scotland, Aberdeen, Ballochbuie forest, 1984, Coppins, n° 10664 (UPS), East Inverness, Rothiemurchus forest, 1976, Tibell, n°n° 6416, 6421, 6422, 6489 (UPS), East

Inverness, Affric forest, 1976, Tibell, n° 6529 (UPS). **Венгрия.** Domos, 1925, Timko et Szatala (BP). **Грузия.** Боржомский р-н, пос. Тадзриси, 1983, Титов, n° 1363 (LE); Абхазия, Гудаутский р-н, оз. Рица, 1988, Титов, n° 1533 (LE), пос. Мюссера, Мюссерский заповедник, 1988, Титов, n° 1699 (LE). **Канада.** Alberta, Bow river Watershed, 1972, Tibell, n°n° 4888, 4895 (UPS), Slate Islands, 1977, Wetmore, n° 29451 (UPS); Ontario, Renfrew Co., Forester Falls, 1972, Tibell, n° 4623 (UPS); British Columbia, Wells Gray Provincial Park, 1972, Tibell, n° 5229 (UPS). **Китай.** Гирин, заповедник Чангбайшан, 1994, Титов, n° 5963 (LE); Сычуань, Тибетский авт. округ, гора Гонгга, 1988, Титов, n°n° 6545, 6572, 6589, 6615, 6617, 6629 (LE, L-HMAS), 1999, Титов, n° 6789 (LE). **Норвегия.** Nordland, Saltdalen, Sommerfelt (UPS); Nord-Trondelag, Meraker par., 1975, Tibell, n° 6242 (UPS); Hedmark, Grue hd., 1978, Sorensen, Tibell, n° 8105 (UPS). **Польша.** Woj. Bielskie, Beskid Zywiecki, 1965, Nowak, n° 34390 (KRAM-L). **Россия.** *Европейская часть:* Кольский полуостров, Мурманская область, Печенгский р-н, пос. Луостари, 1981, Титов, n°n° 742, 780, 802 (LE); Карелия, заповедник «Кивач», 1998, Херманссон, n° 8779 (UPS); Ленинградская обл., 1980, Титов, n° 735 (LE); Республика Коми, Печоро-Илычский заповедник, 1993, Херманссон, n° 3415 (UPS). *Северный Кавказ:* Краснодарский край, Адыгейская АО, Апшеронский р-н, Камышанова поляна, 1982, Титов, n° 499 (LE), Майкопский р-н, Гузерипль, плато Абаго, 1993, Титов, n° 4613 (LE). *Сибирь:* Саяны, Саяно-Шушенский заповедник, 1984, Титов, n°n° 1005, 1159 (LE); Иркутская обл., Байкальский заповедник, 1983, Титов, n° 725 (LE); Бурятия, Баргузинский заповедник, 1983, Титов, n° 893 (LE). *Дальний Восток:* Хабаровский край, Верхне-Буринский р-н, Буринский заповедник, 1990, Титов, n°n° 3581, 3732 (LE), Хабаровский р-н, Большехехцирский заповедник, 1990, Титов, n° 4325 (LE); Приморский край, Лазовский р-н, Лазовский заповедник, 1990, Титов, n° 4325 (LE), 1991, Tibell, n°n° 19258, 19265, 19283, 19349, 19356, 19366, 19374 (UPS), Уссурийский р-н, Уссурийский заповедник, 1984, 1990, Титов (LE), Хасанский р-н, Заповедник «Кедровая падь», 1984, 1990, Титов (LE); Сахалинская обл., о. Кунашир, 1989, Титов, n° 2534 (LE). **Румыния.** Huncodara, Retezat Mts., 1969, Tibell, n°n° 4084, 4085 (UPS). **Словакия.** Vysoke Tatry, 21 km WNW of Tatranska Lomnica, 1988, Tibell, n°n° 88010, 88011, 88012, 88022, 88030, 88036 (UPS). **США.** Oregon, Lane, Watershed 10, 1973, Pike, n° 2780 (UPS); Michigan, Mackinac Co., Big Knob Campground on L. Michigan, 1977, Tibell, n°n° 7437, 7439 (UPS), Michigan, Keweenaw Co., Isle Royale, 1972, Tibell, n° 4722 (UPS). **Украина.** Rachovo, 1935, Nádvorník (BRA). **Финляндия.** Kuusamo, Paana järvi, 1939, Laurila (UPS). **Швеция.** Lule Lappmark, Muddas Nat. park, 1977, Tibell, n°n° 6932, 6984, 7030 (UPS); Västmanland, 1982, Tibell, n° 13803 (UPS). **Япония.** Hokkaido, Ishikari, Kamikawa-gun, 1995, Thor, n° 14631 (UPS).

37. ***Chaenothecopsis rappii* (Nádv.) Tibell et Titov in Tibell, Titov et Lisická, Mycotaxon, 87: 17 (2003).**

Базионим: *Mycocalicium rappii* Nádv., Ann. Mycol. 40, 1–2: 139 (1942b).

Т и п : США, «Florida, Sanford, on *Sabal palmetto*», 1930, Rapp (BRA: лектотип, предложен Tibell, Titov, Lisická, 2003).

Фотобионт отсутствует. Апотеции средних размеров, 0.5–1.0 мм выс., черные, иногда на светлых у основания ножках, без налета. Головки апотециев от линзовидных до субсферических, 0.1–0.2 мм в диам. Эпитеций около 5 мкм толщ., светло-коричневый. Гимений светлый, около 60 мкм выс. Гипотеций темный, зеленовато-коричневый, 30–40 мкм выс. Эксципул хорошо развит, коричневый, 25–30 мкм толщ., состоит из 2 слоев. Внутренний слой сформирован как продолже-

ние наружных слоев ножки, состоит из периклинально ориентированных гиф. Наружный слой состоит из изодиаметрических клеток 4–5 мкм в диам. Ножки апотециев прямые, 0.03–0.06 мм в диам. Ножка состоит из беспорядочно переплетенных гиф, более периклинально ориентированных в верхней части, светлых во внутренних и более темных в наружных слоях ножки. Все части апотециев К–, Н–. Сумки 50–60 × 4–5 мкм, цилиндрические. Апикальное утолщение сумок имеет канал треугольной формы. Споры расположены в сумках в 1 ряд, в основном периклинально ориентированы, одноклеточные, эллипсоидные, темно-коричневые, 6–8 × 3–4 мкм, с орнаментом в виде продольных борозд, хорошо различимым под световым микроскопом.

Иллюстрации: Nádvořník (1942b); рис. 60 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется одноклеточными коричневыми орнаментированными спорами, относительно длинными сумками, структурой эксципула, состоящего из двух слоев, негативной реакцией с К и Н и обитанием на *Sabal palmetto*. *C. nana* и *C. amurensis* также характеризуются одноклеточными коричневыми спорами и негативной реакцией с К и Н, однако они отличаются более короткими сумками, до 40 мкм дл. Кроме того, *C. amurensis*, также имеющий изодиаметрические клетки в эксципуле, характеризуется более светлыми и гладкими спорами и обитанием на *Phellodendron amurense*. *C. nana* отличается структурой эксципула, состоящего из периклинально ориентированных гиф.

Экология и распространение. Встречается в пойменных лесах, сапрофит на коре *Sabal palmetto*. Известен только из нескольких местонахождений во Флориде (Nádvořník, 1942b; Tibell, Titov, Lisická, 2003).

Исследованные образцы. **США.** Лектотип (BRA); Florida, Sanford, 1931, Rapp (UPS); Florida, Tampa, 1977, Tibell, n° 7722 (UPS).

38. *Chaenothecopsis resinicola* Tibell et Titov, Bryologist, 98, 4: 553 (1995).

Т и п : Россия, Дальний Восток, Приморский край, Лазовский р-н, Лазовский заповедник, около 400 м над ур. м., 3 км к югу от кордона «Америка». На смоле *Pinus koraiensis* в кедрово-широколиственном лесу, в затененном и влажном местообитании, 1990, Титов, n° 4072 (LE: голотип; UPS: изотип).

Фотобионт отсутствует. Апотеции мелкие, (0.20) 0.26–0.52 (0.60) мм выс., черные. Ножки апотециев с зернистой поверхностью, часто с зеленоватым или белым налетом. Головки апотециев от субсферических до полусферических, (0.06) 0.08–0.14 (0.25) мм в диам. Эпитеций тонкий, слабо развит, светлый. Гимений и гипотеций светлые. Эксципул слабо развит, 5–10 мкм толщ., коричневый, состоит из 2–3 слоев периклинально ориентированных клеток. Ножки апотециев прямые, с зернистой поверхностью, (0.03) 0.04–0.06 (0.06) мм в диам., черные, блестящие, часто покрыты зеленоватым или белым налетом. Ножка состоит из светлых переплетенных гиф, в наружных слоях ориентированных почти антиклинально. Все части апотециев К–, Н–. Сумки (20.0) 23.0–28.9 (30.0) × (3.0) 3.0–4.5 (5.0) мкм, узкобулавовидные. Апикальное утолщение полужрелых сумок имеет узкий канал, расширяющийся в процессе созревания сумок. Споры расположены в сумках в 1 или 2 ряда,

ориентированы наклонно по отношению к оси сумки, одноклеточные, эллипсоидные, светло-коричневые, (3.5) 3.5–5.3 (6.0) × (2.0) 2.2–2.6 (3.0) мкм. Поверхность спор слегка ареолирована под СЭМ, под световым микроскопом выглядит гладкой.

Иллюстрации: Tibell, Titov (1995); рис. 61 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется мелкими апотециями, ножками с зеленоватым или белым налетом и зернистой поверхностью, одноклеточными светлыми спорами и анатомией аскокарпа. Внешне *C. resinicola* близок к *C. ussuriensis*, однако последний имеет темный гипотеций и сильно орнаментированные споры и, кроме того, обитает на древесине хвойных деревьев. Некоторые образцы *C. resinicola* с высокими апотециями выглядят как *C. asperopoda*, однако последний вид имеет 2-клеточные споры. *C. ochroleuca* характеризуется сходной анатомией апотециев и иногда внешне напоминает *C. resinicola*, однако от последнего отличается темными веретеновидными спорами.

Экология и распространение. Встречается на смоле хвойных деревьев, во влажных местообитаниях, как правило, на обратной стороне отслоившейся коры в кедрово-широколиственных лесах Дальнего Востока, где является редким видом. Был собран на *Larix olgensis* и *Pinus koraiensis*. Высота: 300–700 м над ур. м. (Tibell, Titov, 1995; Вэй, Титов, 2001).

Исследованные образцы. **Китай.** Гири, 1994, Титов, n° 5157 (LE). **Россия.** Дальний Восток: Приморский край, Лазовский р-н, Лазовский заповедник, 1990, Титов, n° 4072 (LE: голотип), 4112, 4526 (LE), 1991, Титов, n° 4495 (LE), 1991, Tibell, n° 19234 (UPS), Уссурийский р-н, Уссурийский заповедник, 1990, Титов, n° 4430 (LE).

39. *Chaenothecopsis retinens* (Nyl.) Tibell in Tibell et K. Ryman, Nova Hedwigia, 60: 208 (1995).

Т и п : Великобритания, «Jersey, Bois de Rozel», 1866, Larbalestier (H-Nyl 40669: лектотип, предложен Tibell, 1991b).

Базионим: *Calicium retinens* Nyl., Flora, 51: 161 (1868b).

Апотеции на коротких ножках или почти сидячие, 0.1–0.2 мм выс., черные, без налета, часто растут группами. Головки апотециев полусферические, 0.1–0.2 мм в диам. Эпитеций красновато-коричневый. Гипотеций не развит. Эксципул хорошо развит, 15–20 мкм толщ., желтовато-красный, состоит из 3–6 слоев склеротизированных клеток, 2–3 мкм в диам. Все части апотециев К–, Н–. Ножки апотециев около 0.01 мм в диам., состоят из красновато-коричневых, беспорядочно переплетенных гиф, в целом периклинально ориентированных. Сумки 40–45 × 2.5–3 мкм, цилиндрические. Апикальное утолщение сумок имеет узкий канал. Споры расположены в сумках в 1 ряд, ориентированы периклинально, иногда наклонно по отношению к оси сумки, 2-клеточные, эллипсоидные, коричневые, 7–10 × 2.5–3.5 мкм. Поверхность под световым микроскопом гладкая, под СЭМ различим слабо развитый орнамент.

Иллюстрации: Tibell, Ryman (1995).

Таксономические особенности. Характеризуется мелкими апотециями, сидячими или на коротких ножках, часто сгруппированными вместе по несколько,

строением эксципула, красноватым эпителием, эксципулом и ножкой, а также обитанием на слоевище *Schismatomma cretaceum*. Близок *C. brevipes*, однако последний имеет другое строение эксципула, состоящего из изодиаметрических клеток, кроме того, *C. brevipes* обитает на слоевище *Arthonia* spp.

Экология и распространение. Паразит-парасимбионт на слоевище и плодовых телах *Schismatomma cretaceum*, найден на стволах старых дубов. До последнего времени известный только из типового местонахождения (Nylander, 1868b), *C. retinens* недавно был обнаружен в Великобритании вторично (Hitch, 2003), а также в Швейцарии (Groner, 2006).

Исследованные образцы. **Великобритания.** Лектотип (H-Nyl).

40. *Chaenothecopsis rubescens* Vain., Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. 57 (1): 71 (1927).

Т и п : Финляндия, «Tavastia australis, ad corticem Alni in Tiirismaa in Hollola», 1873, Vainio (TUR-Vain 29691: голотип).

Синонимы:

Calicium rubescens (Vain.) Oxn., Флора лиш. Укр. 1: 310 (1956).

Chaenotheca barchalovii Oxn. (ined.). — Т и п : Азербайджан, Талыш, 1927, Бархалов (KW: голотип).

Chaenothecopsis gracilis Nád., Sborn. Klubu Přir. v Brně, 18: 54–55 (1935). — Т и п : Украина, «V. Berežny, Černogolova», 1935, Nádvořík (BRA: лектотип, предложен Tibell, Titov, Lisická, 2003; Н, UPS: изолектотипы). — *Calicium gracile* (Nád.) Oxn., Флора лиш. Укр. 1: 310 (1956).

Апотеции ассоциированы с водорослями рода *Trentepohlia*. Апотеции мелкие или средних размеров, (0.4) 0.5–0.7 (0.9) мм выс., черные, блестящие, иногда со светлыми у основания ножками. Головки апотециев от субсферических до линзовидных, часто бесформенные, (0.10) 0.15–0.25 (0.28) мм в диам. Эпителий тонкий, светло-коричневый. Гимений светлый или с коричневым оттенком. Гипотеций 70–90 мкм выс., желтовато-коричневый, часто содержит многочисленные гранулы желтовато-красноватого пигмента. Эксципул 6–15 мкм толщ., сформирован как продолжение наружных слоев ножки, желтовато-коричневый, состоит из беспорядочно переплетенных, в целом периклиально ориентированных гиф. Ножки апотециев прямые, (0.03) 0.04–0.06 (0.07) мм в диам., черные, блестящие, часто светлые у основания. Ножка состоит из в целом периклиально ориентированных гиф, светлых в центральной части и коричневых в наружной части ножки. Центральная часть ножки содержит гранулы желтовато-красного пигмента. При действии К апотеции сильно набухают, при этом все части апотециев, содержащие пигмент, приобретают стабильное красное окрашивание. Сумки (30.0) 32.0–34.2 (37.0) × (2.8) 3.0–3.4 (3.6) мкм, цилиндрические. Апикальное утолщение сумок имеет узкий канал. Споры расположены в сумках в один ряд, периклиально или слегка наклонно ориентированы, одноклеточные, эллипсоидные, светло-коричневые, (7.0) 8.2–9.4 (10.5) × (2.5) 3.2–3.4 (3.8) мкм. Поверхность спор ареолирована, орнамент хорошо виден под световым микроскопом.

Иллюстрации: Schmidt (1970b); рис. 62 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется относительно крупными одноклеточными спорами с ареолированной оболочкой, присутствием в апотециях желтовато-красного пигмента, дающего стабильную реакцию с К, анатомией аскокарпа, облигатным симбиозом апотециев с водорослями рода *Trentepohlia* и обитанием на коре деревьев. *C. hospitans* и *C. ochroleuca*, также имеющие в апотециях желтовато-красный пигмент, дающий стабильную красную реакцию с К, являются паразитами-парасимбионтами на других лишайниках, другие виды с одноклеточными спорами и красноватым пигментом в плодовых телах — *C. haematopus*, *C. nivea*, *C. trassii*, *C. vinosa*, *C. viridialba* — отличаются зеленой реакцией с К.

Экология и распространение. Сапрофит на коре лиственных, реже хвойных деревьев, часто встречается в ассоциации с другими калициоидными лишайниками и грибами, во влажных местообитаниях, в умеренных широтах. Был собран на *Abies fabri*, *A. nephrolepis*, *A. nordmanniana*, *Acer* spp., *Alnus* spp., *Betula* spp., *Carpinus betulus*, *Picea ajanensis*, *Quercus* spp., *Tilia caucasica*, *Thuja* spp. Высота: 0–3000 м над ур. м. Первоначально описан из Финляндии (Vainio, 1927), позднее был найден в Центральной и Восточной Европе (Nádvořík, 1942a; Schmidt, 1970b; Nowak, Tobolewski, 1975; Groner, 2006), Прибалтике (Randlane, Saag, 1999), Германии (Wirth, 1995), на Украине (Окснер, 1956б; Макаревич, 1963; Ромс, 1975; Макаревич и др., 1982), в Крыму (Титов, 1998а), Сибири (Седельникова, 2001; Воронюк, Макрый, 2002), на Дальнем Востоке (Titov, Tibell, 1993; Вэй, Титов, 2001), в Юго-Восточной Азии (Titov, 2000) и на Кавказе (Titov, 1998). Известен также из Северной Америки (Tibell, 1975).

Исследованные экзипаты. Lojka: Lich. univ. 206 — как *Calicium pallescens* Nyl. (BP, KRAM-L, PR); Nádvořík: Cal. exs. 15 — как *Chaenothecopsis gracilis* (BP, BRA, KRAM-L), 16 (BP, BRA, Н, UPS); Tibell: Cal. exs. 161, 188, 215 (LE).

Исследованные образцы. **Австрия.** Tirol, Paneveggio, 1884, Lojka (BP). **Азербайджан.** Талыш, Ленкоранский р-н, Беясар, 1987, Титов, n°n° 1430, 1457 (LE). **Германия.** Untersontheim, Kemler (UPS). **Грузия.** Лагодехский р-н, Лагодехи, 1987, Титов, n°n° 1462, 1465, 1467, 1468, 2809 (LE); Абхазия, Гудаутский р-н, оз. Рица, 1988, Титов, n° 1485 (LE). **Канада.** Ontario, Thunder Bay District, Hardwick Township, 1972, Tibell, n° 5275 (UPS). **Китай.** Гирин, 1994, Титов, n° 6132 (LE); Сычуань, 1998, Титов, n° 6548 (LE, L-HMAS). **Литва.** Panevezys, Biržai, 2006, Херманссон, 14867 (UPS). **Россия.** *Европейская часть:* Курская обл., Горшечинский р-н, Центральночерноземный заповедник, 2001, Мучник (VOR). *Дальний Восток:* Приморский край, Лазовский р-н, Лазовский заповедник, 1990, Титов, n°n° 3866, 3925, 3959, 4348, 4428, 4432 (LE), 1991, Tibell, n°n° 19246, 19248, 19271, 19289, 19376 (UPS), Уссурийский р-н, Уссурийский заповедник, 1990, Титов, n°n° 2816, 4470 (LE). **США.** Michigan, Keweenaw Co., Isle Royale, 1972, Tibell, n°n° 4843, 4858, 4884 (UPS); Virginia, Pocahontas Co., Monongahela National forest, 1976, Buck, n° 974 (UPS); Maine, Trout Brook Township, 1997, Tibell, n° 21512 (UPS). **Украина.** Закарпатская обл., Перечин, 1933, 1936, Nádvořík (BRA); Крым, Алуштинский р-н, Крымское заповедно-охотничье хозяйство, 1989, Титов, n° 1781 (LE); Киевская обл., Киев, 1927, Окснер (KW, UPS). **Финляндия.** Hollola, 1886, Vainio (BP, KRAM-L). **Швейцария.** Zürich, 1940, Nádvořík (KRAM-L, PR). **Эстония.** Jõgevaama par., Altmurga, 2000, Tibell, n° 22367 (UPS).

41. *Chaenothecopsis rubina* Tibell, Lichenologist, 14: 234 (1982b).

Т и п : Коста-Рика, «Puntarenas, San Vito, Las Cruces Botanical Garden», 1979, Tibell, n° 8296 (UPS: голотип).

Апотеции обычно средних размеров, около 1 мм выс., черные, блестящие. Головки апотециев узкобулавовидные, 0.08–0.12 мм в диам. Эпитеций тонкий, красновато-коричневый. Гимений светлый. Гипотеций коричневый. Эксципул 10–15 мкм толщ., сформирован как продолжение наружных слоев ножки, красновато-коричневый, состоит из в целом периклиально ориентированных гиф. Ножки апотециев прямые, тонкие, 0.02–0.03 мм в диам., блестящие, состоят из периклиально ориентированных красноватых гиф. Эпитеций, эксципул и ножка содержат гранулы красного пигмента, при этом все части апотециев, содержащие красный пигмент, приобретают стабильное ярко-зеленое окрашивание при действии К. Сумки 35–40 × 2–2.5 мкм, цилиндрические. Апикальное утолщение сумок имеет узкий канал. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклиально или слегка наклонно ориентированы, 2-клеточные, эллипсоидные, коричневые, 7–9 × 2–2.5 мкм. Перегородка спор менее контрастная, чем клеточная стенка. Поверхность спор с орнаментом в виде равномерно расположенных ареол, хорошо различимым под световым микроскопом.

Иллюстрации: Tibell (1982b); рис. 63 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется 2-клеточными спорами с ареолированной оболочкой и тонкой слабо пигментированной перегородкой, присутствием в апотециях красного пигмента, К+ реакцией и анатомией аскокарпа. *C. viridireagens* также характеризуется присутствием в апотециях красного пигмента, вызывающего зеленое окрашивание с К, однако последний вид отличается анатомией ножки, состоящей из двух слоев, более крупными спорами с гладкой оболочкой, кроме того, *C. viridireagens* встречается главным образом на древесине хвойных и лиственных деревьев.

Экология и распространение. Паразит-парасимбионт на слоевище *Pyrgidium montelicum* в тропических лесах. Высота: 800–1400 м над ур. м. Известен только из Центральной Америки (Tibell, 1982b, 1996b), недавно обнаружен на границе Голарктики и неотропиков в Калифорнии (Peterson, Rikkinen, 1999).

Исследованные образцы. **Коста-Рика.** Голотип (UPS), Puntarenas, San Vito, Las Cruces Botanical Garden, 1979, Tibell, n° 8293 (UPS).

42. *Chaenothecopsis sanguinea* Tibell, Symb. Bot. Upsal. 27, 1: 151 (1987).

Т и п : Новая Зеландия, «Wellington, Tongariro National park», 1981, Tibell, n° 13558 (UPS: голотип).

Апотеции ассоциированы с водорослями рода *Trentepohlia*. Апотеции средних размеров, 0.4–0.8 мм выс. Головки апотециев от обратноконических до линзовидных, 0.15–0.30 мм в диам., на нижней поверхности головка покрыта слоем тонких светлых гиф, создающих впечатление белого налета. Эпитеций коричневый. Гипотеций 65–90 мкм выс., коричневый. Эксципул 8–10 мкм толщ., красновато-коричневый, состоит из нескольких слоев переплетенных, в целом периклиально

ориентированных гиф. Ножки апотециев прямые, 0.04–0.06 мм в диам., черные, состоят из в целом периклиально ориентированных, красновато-коричневых гиф. При действии К красноватый цвет ножки интенсифицируется, другие части аскокарпа К–. Все части апотеция Н–. Сумки 34–42 × 2.2–3.3 мкм, цилиндрические. Апикальное утолщение сумок имеет узкий канал. Споры расположены в сумках в 1–2 ряда, периклиально ориентированы, 2-клеточные, эллипсоидные, светло-коричневые, 5.5–7.8 × 2.0–2.5 мкм. Перегородка спор слабо пигментирована, меньшей контрастности, чем оболочка. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая, под СЭМ различим слабо развитый орнамент.

Иллюстрации: Tibell (1987b); рис. 64 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется беловатыми снизу головками апотециев, 2-клеточными спорами с гладкой оболочкой и слабо пигментированной перегородкой, относительно длинными сумками, коричневыми эпитецием и эксципулом и реакцией ножки с К. Некоторые образцы *C. debilis* имеют беловатые гифы снизу эксципула, создающие впечатление белого налета, и таким образом внешне напоминают *C. sanguinea*, однако от последнего вида *C. debilis* отличается красноватым цветом эпитеция и эксципула, зеленым гипотецием и реакциями плодовых тел с К и Н.

Экология и распространение. Сапрофит на древесине лиственных деревьев, как правило, встречается в ассоциации с водорослями рода *Trentepohlia*. Высота: 130–980 м над ур. м. Циркумполярно распространен в Голантарктике. Отмечен для Южной Америки (Tibell, 1998c) и Новой Зеландии (Tibell, 1987b), недавно найден в Японии (Tibell, Thor, 2003).

Исследованные образцы. **Новая Зеландия.** Голотип (UPS); Fiordland National park, 1981, Tibell, n° 10498 (UPS); Wellington, Tongariro National park, 1990, Tibell, n° 18976 (UPS). **Япония.** Honshu, Toyama, 1994, Thor, n° 12657 (UPS).

43. *Chaenothecopsis savonica* (Räs.) Tibell, Beih. Nova Hedwigia, 79: 666 (1984b).

Базионим: *Mycocalicium savonicum* Räs., Lichenotheca Fennica, Schedae ad fasc. VII–IX: 26 (1947).

Т и п : Финляндия, «Savonia borealis, Pielavesti, Jilhä, Vuorimäki», 1947, Huuskonen (Н: голотип; LE, UPS: изотипы).

Синонимы:

Caliciella parasitica Räs. — Т и п : Россия, Карелия, «Kurkijoki, Kuuppala», Räsänen (Н: голотип).

Chaenothecopsis spherica Goward, Lichens of British Columbia, 2: 98 (1999). — Т и п : Канада, «British Columbia, Wells Gray prov. Park», 1996, Goward, n° 96-1005 (герб. Goward: голотип).

Strongylopsis saviensis Räs. Lich. Fenn. 245 (1947). — Т и п : Финляндия (Н: изотип).

Апотеции ассоциированы с водорослями порядков *Chlorococcales* и *Ulotrichales* или фотобионт отсутствует. Апотеции средних размеров, (0.7) 1.0–1.2

(1.5) мм выс., черные, блестящие, без налета, на тонких, нередко изогнутых, иногда спиралевидно изогнутых ножках. Головки апотециев от обратнойцевидных до субсферических, часто бесформенные, (0.10) 0.16–0.24 (0.30) мм в диам. Эпитеций тонкий, зеленовато-коричневый. Гимений светлый. Гипотеций зеленоватый. Эксципул плохо развит, 5–10 мкм толщ., сформирован как продолжение наружных слоев ножки, зеленовато-коричневый, состоит из периклиально ориентированных гиф. Ножки апотециев (0.03) 0.04–0.06 (0.07) мм в диам., черные, блестящие. Ножка состоит из периклиально ориентированных гиф, на срезе зеленоватого цвета. Наружные слои часто содержат гранулы зеленоватого пигмента, дающего с К желто-коричневое окрашивание. При действии Н зеленый цвет пигментированных частей апотециев интенсифицируется. Сумки мелкие, (22.0) 28.2–30.2 (32.0) × (2.5) 2.8–3.2 (3.5) мкм, цилиндрические. Апикальное утолщение сумок пронизано каналом. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклиально или слегка наклонно ориентированы, одноклеточные, эллипсоидные с закругленными концами, светло-зеленые или светло-коричневые, (4.5) 5.2–6.2 (6.8) × (2.0) 2.4–2.60 (3.0) мкм. Поверхность спор под световым микроскопом выглядит гладкой, под СЭМ слабо ареолирована.

Иллюстрации: Tibell (1987b).

Таксономические особенности. Характеризуется светлыми, одноклеточными, мелкими спорами с закругленными концами, мелкими сумками, анатомией ножки, состоящей из зеленоватых, периклиально ориентированных гиф, и зеленым цветом гипотеция. *C. savonica* внешне напоминает *C. tibellii*. Оба вида имеют одноклеточные споры, зеленый цвет аскокарпа на срезе, а также обитают в одинаковых условиях, нередко в смеси друг с другом. Однако *C. tibellii* отличается крупными светлыми спорами с оригинальным орнаментом в виде продольных гребней.

Экология и распространение. Сапрофит на древесине, реже коре хвойных и лиственных деревьев, часто в ассоциации с другими калициоидными лишайниками и грибами, иногда как паразит на слоевищах лишайников, особенно видов рода *Chaenotheca*, и колониях свободноживущих водорослей, во влажных и затененных местообитаниях, от холодно-умеренных до субтропических широт. Был собран в Голарктике на *Abies fabri*, *A. nephrolepis*, *A. sachalinensis*, *A. sibirica*, *Acer* spp., *Alnus incana*, *Alnus* spp., *Betula costata*, *Betula* spp., *Fagus orientalis*, *Larix sibirica*, *Picea abies*, *Picea* spp., *Pinus koraiensis*, *P. sibirica*, *P. sylvestris*, *Populus tremula*, *Quercus robur*, *Quercus* spp., *Sorbus* spp., *Tilia cordata*, *Tsuga chinensis*, *T. heterophylla*. Высота: 0–3000 м над ур. м. Широко распространен в обоих полушариях. Отмечен для Скандинавии (Räsänen, 1947; Tibell, 1999), Прибалтики (Randlane, Saag, 1999), Великобритании (Purvis et al., 1992), Испании (Etayo et al., 1993), Швейцарии (Groner, 2006), севера европейской части России (Херманссон, 1997; Гимельбрант, Мусякова, Титов, 2001а), Центральной России (Преснякова, 2001), Сибири (Седельникова и др., 1989; Воронюк, Макрый, 2002), Дальнего Востока (Титов, 1991а; Titov, Tibell, 1993; Вэй, Титов, 2001), Северной (Goward,

1999; Peterson, Rikkinen, 1999) и Южной Америки (Tibell, 1998с), Юго-Восточной Азии (Titov, 2000, 2001) и Австралии (Tibell, 1987b).

Исследованные эксикаты. Räsänen: Lichenoth. Fenn. 296 (H); Tibell: Cal. exs. 189 (LE).

Исследованные образцы. **Азербайджан.** Талыш, Астаринский р-н, Сым, 1987, Титов, n° 2807 (LE), Ленкоранский р-н, Вышикеш, 1987, Титов, n° 1424 (LE). **Великобритания.** Westernness, Laudale Woods, 1983, Coppins, n° 9365 (UPS). **Грузия.** Боржомский р-н, пос. Тадзиси, 1983, Титов, n°n° 1354, 1355, 1379 (LE); Лагодехский р-н, Лагодехи, 1987, Титов, n° 2809 (LE); Абхазия, Гудаутский р-н, мыс Пицунда, 1988, Титов, n° 1793 (LE), оз. Рица, 1988, Титов, n° 1788 (LE), пос. Мюссера, Мюссерский заповедник, 1988, Титов, n° 1811 (LE); Аджария, Кобулетский р-н, Кинтришский заповедник, 1988, Титов, n° 1729 (LE). **Испания.** Navarra, S. Miguel Aralar, Puterdi, 1988, Etayo (UPS). **Канада.** Ontario, Oakpoint island east of Kettle Falls, 1978, Wetmore (UPS). **Китай.** Гирин, заповедник Чангбайшан, 1994, Титов, n° 6206 (LE); Сычуань, Тибетский авт. округ, гора Гонгга, 1998, Титов, n° 6549 (LE, L-HMAS). **Россия.** *Европейская часть:* Кольский полуостров, Мурманская область, Печенгский р-н, пос. Луостари, 1981, Титов, n° 118 (LE); Карелия, заповедник «Кивач», 2001, Степанова (LE); Ленинградская обл., Выборгский р-н, Линдуловская роща, 1980, Титов, n° 791 (LE), Лодейнопольский р-н, Нижне-Свирский заповедник, 1993, Мельник (LE); Республика Коми, пос. Сыктывдинский, 1996, Херманссон, Кустышева, n° 5232 (UPS); Белгородская обл., Шебетинский р-н, Шебетинский мехлесхоз, лес «Шебетинская дача», 2001, Мучник (VOR). *Северный Кавказ:* Краснодарский край, Адыгейская АО, Апшеронский р-н, Камышанова поляна, 1982, Титов, n° 449 (LE), Майкопский р-н, Гузерипись, плато Абато, 1993, Титов, n° 4511 (LE). *Дальний Восток:* Хабаровский край, Верхне-Буреинский р-н, Буреинский заповедник, 1990, Титов, n°n° 3690, 3693 (LE), Хабаровский р-н, Большехехцирский заповедник, 1990, Титов, n° 3789 (LE); Приморский край, Лазовский р-н, Лазовский заповедник, 1990, Титов, n°n° 4427, 4435, 4439, 4440, 4447 (LE), 1991, Tibell, n° 19371 (UPS); Сахалинская обл., о. Сахалин, Поронайский р-н, Поронайский заповедник, 1996, Титов, n° 5981 (LE), о. Итуруп, 1996, Титов, n° 6164 (LE), о. Кунашир, 1989, Титов, n°n° 2400, 2711, 2764, 2785 (LE). **Румыния.** Ploiesti, Bucegi Mts., 1969, Tibell, n° 4012 (UPS). **Словакия.** Vysoke Tatry, 21 km WNW of Tatranska Lomnica, 1988, Tibell, n° 88029 (UPS). **США.** Michigan, Cheboygan Co., N of Burt Lake, 1977, Tibell, n° 7385 (LE); Minnesota, St Louis County, Voyageurs National Park, 1978, Wetmore (UPS); New Brunswick, 2001, Koffman, n° 346 (UPS). **Финляндия.** Nylandia, Orimattila, 1994, Haikonen, n° 15924 (H); Siuntio, 1987, Kuusinen, n° 1244 (H); Savonia borealis, Salia, 1947, Huuskonen (H); Pielavesi, Jylha, 1947, Huuskonen (H: голотип); Tavastia australis, Hollola, 1873, Vainio (UPS), 1865, Norrlin (UPS). **Швеция.** Uppland, Kulla par., 1980, Holm, n° 1915 (UPS); Uppland, Huddunge, 1990, Wedin, n° 3480 (UPS); Uppland, Bondkyrko, 1947, Nannfeldt (UPS); Uppland, Haga parish, 1974, Gunnerbeck (UPS); Småland, Aneboda par., 1984, Tibell (UPS); Boguslän, Spekerod par., 1988, Tibell, n° 17426 (UPS). **Эстония.** Viljandi, Paistu par., 1993, Херманссон, 3494 (UPS).

44. *Chaenothecopsis sinensis* Titov sp. nov.

Apothecia in thallis lichenum parasitica vel parasymbiotica, cum *Chlorococcales* associata. Apothecia parva, valde brevistipitata, saepe aggregata, 0.2–0.3 mm alta, nigra, epruinosa, nitida. Capitula apotheciorum subsphaerica vel hemisphaerica ad lenticularia, 0.1–0.2 mm diametro. Stipes 0.04–0.05 mm crassus. Excipulum in sectione viridescens, tenue, 6–10 µm crassum, e hyphis periclinalibus constans. Asci 30–35 × 3–4 µm,

cylindrici, apice incrassatio in ascis semimaturis canali penetrati. Sporae non septatae, anguste-ellipsoideae, pallide-viridulae, $6-7 \times 2-3 \mu\text{m}$, ornameto minuto vestitae. Hymenium, hypothecium et excipulum K+ virescentes.

Т и п : Китай, Сычуань, Тибетский автономный округ, около пос. Жимей, западный склон горы Гонгга, около 3500 м над ур. м., в пихтово-дубовом лесу, на коре *Abies forrestii* во влажном и затененном местообитании, 1999, Титов, n° 6687 (L-HMAS: голотип; LE, UPS: изотипы).

Апотеции мелкие, сгруппированные по несколько вместе, 0.2–0.3 мм выс., черные, блестящие, без налета. Головки апотециев линзовидные или полусферические, 0.1–0.2 мм в диам. Гимений и гипотеций зеленоватые. Ножки апотециев 0.04–0.05 мм в диам., от оливковых до черных, состоят из светлых периклиально ориентированных гиф. При действии К и Н зеленый цвет пигментированных частей апотециев интенсифицируется. Сумки $30-35 \times 3-4 \mu\text{m}$, цилиндрические. Апикальное утолщение сумок пронизано каналом. Споры расположены в сумках в 1 ряд, в полужрелых сумках наклонно ориентированы, одноклеточные, узкоэллипсоидные, светлые, $6-7 \times 2-3 \mu\text{m}$, с ареолированной поверхностью. Орнамент спор хорошо различим под световым микроскопом.

Иллюстрации: рис. 65 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется мелкими, сгруппированными по несколько апотециями на оливковых ножках, одноклеточными, узкоэллипсоидными, светлыми спорами с ареолированной поверхностью и обитанием на слоевище лишайников. *C. savonica* характеризуется похожими спорами и сумками, однако отличается более крупными, черными, не сгруппированными апотециями и более мелкими спорами с закругленными концами.

Экология и распространение. Паразит-парасимбионт на неидентифицированном лишайниковом слоевище, содержащем водоросли порядка *Chlorococcales*. Найден на коре *Abies forrestii* во влажном и затененном местообитании. Высота около 3500 м над ур. м. Известен только из типового местонахождения в Китае.

Исследованные образцы. **Китай.** Голотип (LE).

45. *Chaenothecopsis sitchensis* Rikkinen, Bryologist, 102, 3: 366 (1999).

Т и п : США, «Oregon, Lane Co., Proposed Cape Perpetua Research Natural Area, Cummins Creek, on resin in root crevices of huge *Picea sitchensis*», 1998, Rikkinen, n° 98183 (Н: голотип).

Фотобионт отсутствует. Апотеции очень крупные, (1.2) 2.0–5.2 (16.0) мм выс., часто на одной старой ножке образуется несколько новых апотециев. Головки апотециев иногда с белым налетом, от субсферических до линзовидных, (0.2) 0.3–0.7 (1.0) мм в диам. Эпитеций 2.5–4 мкм толщ. Гимений и гипотеций светло-коричневые, четко отграничены от темных гиф ножки, содержат большое количество бесцветных кристаллов. Эксципул хорошо развит, 10–20 мкм толщ., сформирован как продолжение наружных слоев ножки, коричневый, состоит из периклиально ориентированных гиф. Ножки апотециев извилистые, 0.1–0.2 мм

в диам., черные, часто с зеленоватым оттенком в верхней части, ножка состоит из сильно склеротизированных, периклиально ориентированных или беспорядочно переплетенных гиф, от зеленоватых до темно-коричневых, более светлых в центральной части. Апотеции приобретают слабый зеленоватый оттенок при действии К. Сумки длинные, $50-60 \times 3-3.5 \mu\text{m}$, цилиндрические. Апикальное утолщение полужрелых сумок имеет узкий канал. Споры расположены в сумках в один ряд, периклиально или слегка наклонно ориентированы, 2-клеточные, узкоэллипсоидные, светло-коричневые, $7.5-11.5 \times 3-4 \mu\text{m}$. Поверхность спор со слабо развитым орнаментом, различимым под световым микроскопом.

Иллюстрации: Rikkinen (1999); рис. 66 (вклейка).

Таксономические особенности. Легко идентифицируется по крупным, нередко разветвленным апотециям, длинным сумкам, крупным спорам с орнаментированной оболочкой, по строению апотециев, а также по обитанию на смоле хвойных деревьев. Очень похож на *C. golubkovaе*, который имеет аналогичные апотеции, сумки и споры и обитает также на смоле хвойных деревьев, однако последний отличается строением эксципула, состоящего из изодиаметрических клеток, кроме того, апотеции *C. sitchensis* значительно крупнее.

Экология и распространение. Обитает на смоле хвойных деревьев. Встречается на коре, в корневой части, в местах, где скапливается смола. Был собран на *Picea sitchensis* и *Tsuga heterophylla*. Высота: 50–180 м над ур. м. Вероятно, является редким видом, известен из нескольких местонахождений на западном побережье Северной Америки (Rikkinen, 1999).

Исследованные образцы. **США.** Голотип (Н), изотип (UPS).

46. *Chaenothecopsis subparoica* (Nyl.) Tibell in Tibell et K. Ryman, Nova Hedwigia, 60: 215 (1995).

Базионим: *Calicium subparoicum* Nyl., Herbarium Musei Fennici: 78 (1859a).

Т и п : Финляндия, «Hogland», 1851, Nylander (Н: голотип).

Апотеции на коротких ножках или почти сидячие, 0.2–0.3 мм выс., черные, без налета, часто растут группами по 3–8 экземпляров. Головки апотециев от полусферических до линзовидных, 0.16–0.25 мм в диам. Эпитеций зеленовато-коричневый. Гипотеций желтовато-коричневый, состоит из светлых бесформенных клеток. Эксципул около 10 мкм толщ., зеленоватый, состоит из 2–3 слоев изодиаметрических темных клеток около 2 мкм в диам. Все части апотециев К–, Н–. Ножки апотециев прямые, 0.06–0.08 мм в диам., черные. Ножка состоит из желтовато-коричневых, беспорядочно переплетенных гиф, сильно склеротизированных в наружных слоях. Сумки $40-50 \times 3-4 \mu\text{m}$, цилиндрические. Апикальное утолщение сумок имеет узкий канал. Споры расположены в сумках в 1 ряд, ориентированы периклиально, иногда наклонно по отношению к оси сумки, 2-клеточные, эллипсоидные, коричневые, $7-8 \times 2.5-3.5 \mu\text{m}$, с бородавчатым орнаментом, слабо различимым под световым микроскопом.

Иллюстрации: Tibell, Ryman (1995); рис. 67 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется мелкими апотециями, сидячими или на коротких ножках, часто сгруппированными вместе по несколько экземпляров, строением эксципула, состоящего из изодиаметрических клеток, зеленоватым оттенком эпитеция, эксципула и ножки, отсутствием реакции с К, а также обитанием на *Haematomma ochroleucum*. *C. subparoica* несколько напоминает *C. brevipes*, также характеризующийся сидячими и сгруппированными апотециями и изодиаметрическими клетками эксципула, однако все части последнего имеют красновато-коричневый оттенок, кроме того, *C. brevipes* обитает на *Arthonia* spp. *C. retinens* имеет другое строение эксципула, состоящего из удлиненных клеток, красный эпитеций и более мелкие споры. Кроме того, *C. retinens* обитает на слоевище *Schismatomma*.

Экология и распространение. Паразит-парасимбионт на слоевище *Haematomma ochroleucum* (var. *porphyrium*), встречается в затененных и влажных местообитаниях, обычно на скалах, однако одно местонахождение известно на коре *Alnus glutinosa*. Высота: 5–400 м над ур. м. Редкий вид, до недавнего времени известный только из Европы (Nylander, 1859a; Tibell, Ryman, 1995; Tibell, 1999; Randle, Saag, 1999), обнаружен также в Северной Америке (Peterson, Rikkinen, 1999).

Исследованные эксикаты. Arnold: Lich. exs. 1132 (UPS); Magnusson: Lich. sel. scand. exs. 76 (H, KRAM-L, LE, UPS).

Исследованные образцы. **Италия.** Trentino-Alto Adige: Predazzo, Margola, 1885, Arnold (UPS); Predazzo, 1885, Arnold (H-Nyl). **Россия.** Европейская часть: Карелия, Сев. Ладога, о. Святой, 1994, Михайлова (LE). **Финляндия.** Голотип (H-Nyl); Regio aboensis, Nauvo, Sjalö, Hogholm, 1989, Santesson, n° 32607 (UPS); Lohjan kanta, 1996, Pykala, n° 17283 (H); Tavastia australis, Kettukallio, 1985, Haikonen, n° 5455 (H). **Швеция.** Småland, Skarstad par., Mt. Vistakulle, 1980, Löfgren, 874 (UPS); Uppland, Laby par., between Forsbacka and the railway, 1945, Svenonius (UPS); Gastrikland, Hille par., 1989, Nordin, n° 2479 (UPS); Dalarna, Norrbarke par., 1990, Muhr, n° 12267 (UPS); Bohuslän, 1928, Magnusson (H).

47. *Chaenothecopsis tasmanica* Tibell, Publ. Herb. Univ. Uppsala, 16: 6 (1985).

Т и п : Австралия, Тасмания, «W shore of the lake Dobson, alt. 1040 m, on dead leaves of the *Richea pandanifolia*», 1981, Tibell, n° 11117 (UPS: голотип; LE: изотип).

Апотеции среднего размера, 0.5–0.7 мм выс., черные, без налета. Головки апотециев от линзовидных до полусферических, 0.15–0.25 мм в диам. Эпитеций тонкий, красновато-коричневый или коричневый. Гипотеций светлый с коричневым оттенком. Эксципул слабо развит, 8–10 мкм толщ., сформирован как продолжение наружных слоев ножки, красновато-коричневый, состоит из переплетенных, в целом периклиально ориентированных гиф. Ножки апотециев прямые или изогнутые, 0.04–0.07 мм в диам., черные или темно-коричневые, состоят из беспорядочно переплетенных гиф, светлых, толстых, желатинизированных в центральной части и красновато-коричневых, склеротизированных в наружных слоях ножки. При действии К цвет красновато-коричневых частей апотеция интен-

сифицируется, все части апотециев Н–. Сумки (30.0) 35.0–37.0 (40.0) × (1.8) 2.0–2.4 (3.5) мкм, цилиндрические. Апикальное утолщение сумок имеет узкий канал. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклиально или слегка наклонно ориентированы, 2-клеточные, эллипсоидные, светло-коричневые, (6.0) 6.8–7.0 (7.5) × (2.0) 2.0–2.4 (2.5) мкм. Перегородка спор сильно пигментированная и более контрастная, чем клеточная стенка. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая, под СЭМ слегка орнаментирована.

Иллюстрации: Tibell (1987b); рис. 111 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется мелкими апотециями, обитающими на слоевищах лишайников и колониях водорослей, сильно пигментированной перегородкой спор и строением аскокарпа, особенно анатомией ножки, состоящей из толстых желатинизированных, беспорядочно переплетенных гиф. *C. nigra* также характеризуется светлыми спорами с гладкой оболочкой и сильно пигментированной перегородкой, однако отличается более мелкими спорами, негативной реакцией с К и другой анатомией ножки, состоящей из более тонких зеленовато-коричневых гиф.

Экология и распространение. Паразит-парасимбионт на слоевищах лишайников и колониях свободноживущих водорослей, часто в ассоциации с другими калициоидными лишайниками и грибами, встречается на древесине деревьев, во влажных затененных местообитаниях, в умеренных областях. Был собран в Австралии на древесине *Eucalyptus* sp., *Richea pandanifolia*, в Америке на *Abies plesiocarpa*, *Picea glauca*, *Nothofagus* spp., *Thuja plicata*, *Tsuga* sp., в Европе на *Picea abies* и *Fagus orientalis*. Высота: 50–1000 м над ур. м. Первоначально описан из Тасмании (Tibell, 1975), позднее был обнаружен в Австралии и Новой Зеландии (Tibell, 1987b), Южной (Tibell, 1998c) и Северной Америке (Goward, 1999; Selva, Tibell, 1999), а также в Европе (Groner, 2006).

Исследованные эксикаты. Vězda: Lich. rarior. exs. 261 (SAV).

Исследованные образцы. **Австралия.** Изотип (LE). **Словакия.** Tatra magna, in valle Bielovodska dolina, 1988, Vězda, Tibell (SAV).

48. *Chaenothecopsis tibellii* Titov, Lichenologist, 32, 6: 562 (2000).

Т и п : Китай, Сычуань, Тибетский автономный округ, около 40 км к юго-востоку от г. Лудин, восточный склон горы Гонгга, около 3000 м над ур. м., в елово-пихтовом лесу, на древесине *Abies fabri* во влажном и затененном местообитании, 1998, Титов, n° 6616 (L-HMAS: голотип; LE, M, UPS: изотипы).

Апотеции ассоциированы с водорослями порядка *Chlorococcales*. Апотеции крупные, (0.80) 0.83–1.37 (2.00) мм выс., черные, без налета. Головки апотециев от субсферических до полусферических и линзовидных, (0.10) 0.12–0.20 (0.30) мм в диам. Эпитеций тонкий, 3–5 мкм толщ., светлый. Гимений светлый с зеленоватым оттенком. Гипотеций 50–70 мкм выс., зеленоватый. Эксципул тонкий, 4–6 мкм толщ., сформирован как продолжение наружных слоев ножки, зеленый, состоит из периклиально ориентированных гиф. Ножки апотециев прямые или

изогнутые, (0.04) 0.06–0.08 (0.09) мм в диам., черные, блестящие. Центральная часть ножки состоит из беспорядочно переплетенных светло-зеленых гиф, в основном периклиально ориентированных. Наружная часть ножки состоит из желатинизированных, зеленых, также периклиально ориентированных гиф. Все части апотециев при действии К становятся желтовато-коричневыми или К–, Н–. Сумки (38.0) 44.6–49.0 (55.0) × (3.0) 3.8–3.9 (4.5) мкм, цилиндрические или узкобулавовидные. Апикальное утолщение полузрелых сумок имеет тонкий канал. Споры расположены в сумках в 1 ряд, наклонно ориентированы, одноклеточные, узкоэллипсоидные, светлые, (8.0) 9.4–10.7 (12.0) × (2.4) 2.2.7–2.8 (3.2) мкм. Поверхность спор с орнаментом в виде продольных гребней, хорошо различимым под СЭМ, под световым микроскопом оболочка спор выглядит гладкой.

Иллюстрации: Titov (2000); рис. 68 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется крупными черными апотециями, крупными светлыми одноклеточными спорами с оригинальным орнаментом в виде продольных гребней, зеленым цветом аскокарпа на срезе. Внешне напоминает *C. savonica*. Оба вида имеют одноклеточные споры, зеленый цвет аскокарпа на срезе, а также обитают в одинаковых условиях, нередко в смеси друг с другом. Однако *C. savonica* отличается более мелкими спорами с закругленными концами и гладкой или ареолированной оболочкой.

Экология и распространение. Сапрофит на древесине *Abies fabri*, встречается во влажных и затененных местообитаниях. Высота около 3000 м над ур. м. Известен только из типового местонахождения в Китае, где является нередким видом (Titov, 2000; Вэй, Титов, 2001).

Исследованные образцы. **Китай.** Сычуань, Тибетский автономный округ, восточный склон горы Гонгга, 1998, Титов, п°п° 6544, 6587, 6597, 6616 (L-HMAS: голотип), 6618 (L-HMAS, LE).

49. *Chaenothecopsis transbaikalica* Titov sp. nov.

Saprophyticum supra *Populus suaveolens*. Apothecia cum *Chlorococcales* associata, brevistipitata ad mediocra, 0.5–1.2 mm alta. Capitula apotheciorum subsphaerica vel obconica, nigra, 0.1–0.2 mm diametro. Stipes nigrus vel plerumque extis pruina albida tectus, 0.05–0.08 mm crassus. Excipulum bene evolutum, brunneum, e hyphis periclinalibus constans, 15–30 µm crassum. Asci 45–55 × 3.0–3.5 µm, cylindrici, apice incrassatio in ascis semimaturis canali penetrati. Sporae uniseptatae, angustellipsoideae, pallidae, 7.5–9.5 × 2.5–3.0 µm, laeves vel ornameto minuto vestitae. Apothecia K+ subbrunnea vel K–, Н–.

Т и п : Китай, Сычуань, Тибетский авт. округ, гора Гонгга, около 40 км к юго-западу от Лудина, высота: 3000 м над ур. м., на коре *Populus suaveolens*, 1998, Титов, п° 6556 (L-HMAS: голотип; LE, UPS: изотипы).

Фотобионт принадлежит к водорослям рода *Chlorococcales*. Апотеции сильно варьируют в размерах, 0.5–1.2 мм выс., черные, блестящие, ножки покрыты плотным белым налетом. Головки апотециев от субсферических до обратноконических, 0.1–0.2 мм в диам., черные. Эпитеций тонкий, коричневый. Гимений свет-

лый. Гипотечий 80–100 мкм толщ., светлый. Эксципул 15–30 мкм толщ., сформирован как продолжение наружных слоев ножки, коричневый, состоит из нескольких слоев переплетенных, в целом периклиально ориентированных гиф, иногда эксципул плохо развит. Ножки апотециев прямые, 0.05–0.08 мм в диам., черные, покрыты плотным белым налетом. Ножка состоит из переплетенных, в целом периклиально ориентированных, светло-коричневых гиф, более темных в наружных частях ножки. Все части апотециев под действием К приобретают коричневую окраску или Н–, К–. Сумки 45–55 × 3.0–3.5 мкм, цилиндрические. Апикальное утолщение сумок имеет узкий канал. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклиально или слегка наклонно ориентированы, 2-клеточные, эллипсоидные, светло-коричневые, 7.5–9.5 × 2.0–3.5 мкм. Перегородка спор четко различима, такой же контрастности, как и оболочка. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая, под СЭМ слегка ареолированная.

Иллюстрации: рис. 69 (вклейка).

Таксономические особенности. Легко отличим по плотному белому налету, обычно покрывающему всю поверхность ножки. Кроме того, характеризуется 2-клеточными спорами с гладкой оболочкой и хорошо пигментированной перегородкой, относительно длинными сумками и обитанием на *Populus suaveolens*. Некоторые образцы *C. debilis* имеют беловатые гифы снизу эксципула, создающие впечатление белого налета, и таким образом внешне похожи на *C. transbaikalica*, однако от последнего вида *C. debilis* отличается красноватым эпитецием и эксципулом, зеленоватым гипотечием и реакцией ножки с Н.

Экология и распространение. Сапрофит на коре и древесине лиственных деревьев (*Populus suaveolens*), как правило, не в ассоциации с другими калициоидными лишайниками и грибами, часто в сухих и открытых местообитаниях. Высота: 400–3000 м над ур. м. Собран в нескольких точках в Сибири и Китае.

Исследованные образцы. **Китай.** Гирин, заповедник Чангбайшан, 1984, Титов (LE); Синцзян, 1998, Титов, п° 6354 (LE); Сычуань, Тибетский авт. округ, гора Гонгга, 1998, Титов, п°п° 6558, 6592, 6596 (LE), 1999, Титов, п°п° 6665, 6715 (LE). **Россия.** Сибирь: Бурятия, Байкальский заповедник, пос. Выдрино, 1983, Титов, п° 522 (LE).

50. *Chaenothecopsis trassii* Titov, Folia Cryptog. Estonica, 32: 130 (1998).

Т и п : Азербайджан, Ленкоранский р-н, Белясар, около 400 м над ур. м., на коре *Fagus orientalis*, 1987, Титов, п° 1766 (LE: голотип; Н, М, OSL, UPS, W: изотипы).

Апотеции ассоциированы с водорослями рода *Trentepohlia* или фотобионт отсутствует. Апотеции мелкие, (0.20) 0.23–0.33 (0.40) мм выс., черные. Головки апотециев от субсферических до полусферических и обратноконических, (0.10) 0.12–0.20 (0.25) мм в диам. Эпитеций тонкий, коричневый, 2–4 мкм толщ. Гимений и гипотечий светлые. Гимений, реже гипотечий содержит многочисленные гранулы красного пигмента. Эксципул хорошо развит, 6–10 мкм толщ., сформирован как продолжение наружных слоев ножки, коричневый, состоит из 3–4 слоев периклиально ориентированных гиф. Ножки апотециев прямые, (0.02) 0.03–0.04

(0.04) мм в диам., черные. Ножка состоит из беспорядочно переплетенных, в целом периклиналино ориентированных гиф, светлых в центральной и коричневых в наружной части ножки. Центральная часть ножки также нередко содержит красный пигмент. При действии К все части апотециев, содержащие красный пигмент, приобретают стабильное ярко-зеленое окрашивание, однако при добавлении Н реакция прекращается и первоначальная окраска восстанавливается. Сумки (24.0) 28.9–40.7 (45.0) × (3.0) 3.4–4.2 (4.5) мкм, цилиндрические или узкобулавовидные. Апикальное утолщение сумок имеет узкий канал. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклиналино или слегка наклонно ориентированы, одноклеточные, эллипсоидные, светло-коричневые, (5.0) 5.3–6.4 (8.0) × (2.0) 2.0–2.6 (3.0) мкм. Поверхность спор с орнаментом в виде беспорядочно расположенных субэллипсоидных элементов, хорошо различимых под СЭМ, под световым микроскопом орнамент слабо различим.

Иллюстрации: Titov (1998); рис. 70 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется мелкими черными апотециями, одноклеточными эллипсоидными спорами с орнаментированной оболочкой, присутствием в апотециях красного пигмента, К+ реакцией и анатомией аскокарпа. *C. trassii* напоминает *C. rubescens*, также характеризующийся мелкими апотециями, одноклеточными эллипсоидными спорами, наличием красного пигмента, ассоциацией с *Trentepohlia* и сходной экологией, однако *C. rubescens* отличается более крупными, ареолированными спорами и красной реакцией с К. *C. nivea*, вид, обитающий в Новой Зеландии и неотропиках, также обладает одноклеточными эллипсоидными спорами, красным пигментом в апотециях, дающим ярко-зеленое окрашивание при действии К, однако отличается более крупными апотециями с головками вытянутой формы, нередко красными в нижней части, светлыми ножками, состоящими из желатинизированных гиф.

Экология и распространение. Сапрофит на коре лиственных деревьев, во влажных местообитаниях в субтропических лесах. Был собран на *Fagus orientalis* и *Lithocarpus cleistocarpus*. Высота: 400–2500 м над ур. м. Первоначально описан из Закавказья (Titov, 1998), позднее был найден в Юго-Восточной Азии (Titov, 2000; Вэй, Титов, 2001).

Исследованные образцы. **Азербайджан.** Голотип (LE); Ленкоранский р-н, Вышникеш, 1987, Титов, н° 1427 (LE). **Китай.** Сычуань, гора Гонга, 1998, Титов, н° 6556 (LE).

51. ***Chaenothecopsis tristis*** (Koerb.) Titov in Titov et Tibell, Mycotaxon, 70: 472 (1998).

Базиним: *Calicium triste* Koerb., Syst. Lich. Germ.: 308 (1865).

Т и п : Германия, «Sachsen-Anhalt, Harz mountains, near Blankenburg, on bark of *Acer*, damaged with lightness», 1845, Hampe (UPS: изотип).

Фотобионт отсутствует. Апотеции мелкие, (0.20) 0.21–0.29 (0.40) мм выс., часто сгруппированы по несколько вместе, нередко на одной ножке образуется несколько головок. Головки апотециев от обратноконических до субсферических,

(0.06) 0.08–0.18 (0.25) мм в диам., черные. Эпитеций тонкий, слабо развит. Эпитеций, гимений и гипотеций красновато- или желтовато-коричневые. Эксципул развит слабо, сформирован как продолжение наружных слоев ножки, 5–10 мкм толщ. Ножки прямые или слегка изогнутые, (0.03) 0.03–0.05 (0.06) мм в диам., темно-коричневые, у основания обычно светлые. Внутренняя часть ножки состоит из беспорядочно переплетенных светлых желатинизированных гиф, снаружи ножка покрыта слоем периклиналино ориентированных удлинённых клеток. Этот слой имеет красновато-фиолетовый цвет, который интенсифицируется при действии Н и становится серо-фиолетовым с К. Сумки (30.0) 46.6–52.0 (60.0) × (3.0) 3.3–4.0 (4.0) мкм, цилиндрические или узкобулавовидные. Апикальное утолщение ползурелых сумок пронизано тонким каналом, расширяющимся в процессе созревания сумок. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклиналино или слегка наклонно по отношению к оси сумки, 2-клеточные, эллипсоидные или веретеновидные, коричневые, (6.00) 7.10–8.28 (9.80) × (2.00) 2.10–2.72 (3.00) мкм, с гладкой оболочкой.

Иллюстрации: Titov, Tibell (1999); рис. 71 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется мелкими сгруппированными по несколько вместе апотециями, 2-клеточными спорами с гладкой оболочкой, анатомией аскокарпа и ассоциацией с экссудатами поврежденных деревьев. *C. tristis* можно ошибочно идентифицировать как *C. pusilla*, однако от последнего *C. tristis* отличается более длинными сумками и более крупными спорами, красноватыми эпитецием, эксципулом и наружными слоями ножки, цвет которых интенсифицируется при действии Н. *C. tristis*, вероятно, облигатно приурочен к экссудатам лиственных деревьев, в то время как *C. pusilla* встречается на разнообразных субстратах, в том числе на древесине и коре хвойных и лиственных деревьев, на слоевищах лишайников и колониях свободноживущих водорослей. *C. pusilla* часто встречается в ассоциации с другими калициоидными лишайниками и грибами, в то время как вместе с *C. tristis* не обнаружено других лишайников, а также грибов и водорослей.

Экология и распространение. Сапрофит на покрытой застывшим соком коре лиственных деревьев. Обнаружен на экссудатах поврежденных огнем деревьев, в открытых местообитаниях. Найден на *Acer* sp. и *Tilia cordata*. Был известен только из типового местонахождения в Германии (Koerber, 1865), недавно обнаружен в Псковской области (Titov, Tibell, 1999).

Исследованные эксикаты. Massalongo: Lich. Ital. exs. 353 (UPS).

Исследованные образцы. **Германия.** Sachsen-Anhalt, Blankenburg, 1845, Hampe (UPS), 1851, Hampe (LE). **Россия.** Европейская часть: Псковская обл., Струго-Краснинский р-н, Творожково, 1982, Титов, н° 727 (LE, UPS).

52. ***Chaenothecopsis tsugae*** Rikkinen, Bryologist, 102, 3: 367 (1999).

Т и п : США, «Oregon, Tillamook Co., Nestucca area of critical environmental concern, on exudate in beaver scar on mature living *Tsuga heterophylla*», 1998, Rikkinen, н° 98309 (Н: голотип).

Фотобионт отсутствует. Апотеции очень крупные, 1.5–6 мм выс., покрыты снаружи зеленовато-беловатой «паутиной» из гиф, напоминающей налет. Часто на одной старой ножке образуется несколько новых апотециев. Головки апотециев полусферические или бесформенные, 0.2–0.7 мм в диам., с полностью исчезающим эксципулом у старых апотециев. У молодых апотециев эксципул слабо развит, 5–10 мкм толщ. Гипотеций слабо развит, слабо отграничен от гиф ножки, в гипотеции наблюдаются тяжи темных гиф, поднимающихся из ножки. Ножки апотециев толстые, извилистые, 0.1–0.2 мм в диам., черные, с беловато-зеленоватым оттенком, ножка состоит из сильно склеротизированных, периклинально ориентированных, слегка переплетенных темно-коричневых гиф. Все части апотециев К–, Н–. Сумки длинные, 50–60 × 4–5 мкм, цилиндрические. Апикальное утолщение полузрелых сумок имеет узкий канал. Споры расположены в сумках в один ряд, периклинально ориентированы, одноклеточные, широкоэллипсоидные, коричневые, 7–10 × 4–5 мкм. Поверхность спор ареолирована под СЭМ, однако под световым микроскопом орнамент слабо различим.

Иллюстрации: Rikkinen (1999), Selva, Tibell (1999); рис. 72 (вклейка).

Таксономические особенности. Легко идентифицируется по крупным, нередко разветвленным апотециям, покрытым снаружи зеленовато-беловатой «паутиной» из гиф, напоминающей налет, длинным сумкам, одноклеточным спорам с гладкой оболочкой, а также по обитанию на смоле хвойных деревьев.

Экология и распространение. Обитает на смоле хвойных деревьев, в местах, где скапливается смола. Был собран на смоле *Picea glauca* и *Tsuga heterophylla*. Высота: 150–1100 м над ур. м. Вероятно, является редким видом, известен из нескольких местонахождений на западном побережье Северной Америки (Goward, 1999; Rikkinen, 1999; Selva, Tibell, 1999).

Исследованные образцы. **США.** Голотип (Н).

53. ***Chaenothecopsis ussuriensis*** Titov in Titov et Tibell, Nordic J. Bot. 13, 1993: 326.

Т и п : Россия, Дальний Восток, Приморский край, Уссурийский р-н, Уссурийский заповедник, около 300 м над ур. м., сопка «Грабовая». На древесине *Pinus koraiensis* в кедрово-широколиственном лесу, в затененном и влажном местообитании, 1990, Титов, n° 2812 (LE: голотип; Н, М, OSL, UMFК, UPS, W: изотипы).

Фотобионт отсутствует. Апотеции мелкие, (0.30) 0.34–0.52 (0.60) мм выс., черные. Ножки апотециев с зернистой поверхностью, часто с белым налетом. Головки апотециев от полусферических до линзовидных, (0.10) 0.16–0.24 (0.30) мм в диам. Эпитеций 2–3 мкм толщ., светлый. Гимений 40–60 мкм выс., светлый или зеленоватый. Гипотеций 60–80 мкм выс., коричневый, заметно отличается по цвету от светлой внутренней части ножки. Эксципул слабо развит, 10–15 мкм толщ., коричневый, состоит из 2–3 слоев периклинально ориентированных темных толстостенных клеток. Ножки апотециев прямые, с зернистой поверхностью, (0.05)

0.06–0.08 (0.09) мм в диам., черные, блестящие или покрытые белым налетом. Центральная часть ножки состоит из светлых беспорядочно переплетенных желатинизированных гиф. Наружные слои ножки состоят из коричневых, антиклинально ориентированных гиф. Все части апотециев К–, Н–. Сумки (30.0) 30.8–33.7 (36.0) × (3.0) 3.0–3.9 (4.5) мкм, цилиндрические или узкобулавовидные. Апикальное утолщение сумок имеет узкий канал. Споры расположены в сумках в 1 ряд, ориентированы наклонно, часто почти антиклинально по отношению к оси сумки, одноклеточные, эллипсоидные с закругленными концами, светло-коричневые, (3.9) 4.0–4.8 (5.2) × (1.8) 2.2–3.0 (3.9) мкм. Поверхность спор с орнаментом в виде беспорядочно ориентированных борозд и трещин, хорошо различимым под световым микроскопом.

Иллюстрации: Titov, Tibell (1993); рис. 73 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется мелкими апотециями, ножками с белым налетом и зернистой поверхностью, темным гипотецием, одноклеточными орнаментированными спорами с закругленными концами и ориентацией спор в сумках. Внешне *C. ussuriensis* близок к *C. resinicola*, однако последний имеет светлый гипотеций и, кроме того, обитает на смоле хвойных деревьев.

Экология и распространение. Сапрофит на коре и древесине *Pinus koraiensis*, во влажных местообитаниях в кедрово-широколиственных лесах Дальнего Востока. Был собран также на древесине *Abies nephrolepis*, коре *Betula* sp. и *Quercus* sp. Высота: 0–400 м над ур. м. Обычный вид на Дальнем Востоке (Titov, Tibell, 1993; Вэй, Титов, 2001). Один экземпляр собран на Кавказе (Titov, 1998). Обитание *C. ussuriensis* в лесах Гирканского заповедника свидетельствует о связи между третичными лесами Кавказа и Дальнего Востока. Обнаружен также в Северной Америке (Peterson, Rikkinen, 1999).

Исследованные экзикаты. Tibell: Cal. exs. 216, 242.

Исследованные образцы. **Азербайджан.** Астаринский р-н, Сым, 1987, Титов, n° 1435 (LE). **Китай.** Гирин, 1994, Титов, n° 5019, 5021, 6135 (LE). **Россия.** Дальний Восток: Приморский край, Лазовский р-н, Лазовский заповедник, 1990, Титов, n° 4113, 4225, 4238, 4241, 4424, 4429 (LE), 1991, Tibell, n° 19253, 19314, 19315, 19340 (UPS), Хасанский р-н, заповедник «Кедровая падь», 1990, Титов, n° 4462, 4467, 4475, 4478 (LE), Уссурийский р-н, Уссурийский заповедник, 1984, Титов, n° 1509, 1531 (LE, UPS), 1990, Титов, n° 2812 (LE: голотип), 2848, 4434, 4438 (LE). **США.** North Carolina, Yancey County, Pisgah national forest, 1976, Buck, n° 1163 (UPS).

54. ***Chaenothecopsis vainioana*** (Nádv.) Tibell, Publ. Herb. Univ. Uppsala, 4: 5 (1979).

Базионим: *Calicium vainioanum* Nádv. Preslia, 18–19: 128 (1940a).

Т и п : Чехия, «Hradek», 1922, Suza (BRA: синтип).

Апотеции ассоциированы с водорослями родов *Trebouxia* или *Trentepohlia*. Апотеции мелкие, (0.3) 0.4–0.6 (0.8) мм выс., черные, ножки часто темно-коричневые, без налета. Головки апотециев от обратнойцевидных до субсферических, часто бесформенные, (0.12) 0.18–0.24 (0.36) мм в диам. Эпитеций тонкий, крас-

новато-коричневый. Гимений светлый. Гипотеций темно-зеленый. Эксципул 15–20 мкм толщ., сформирован как продолжение наружных слоев ножки, красновато-коричневый, состоит из беспорядочно переплетенных, в целом периклиально ориентированных гиф. Ножки апотециев прямые, (0.04) 0.04–0.07 (0.08) мм в диам., черные, блестящие, часто коричневые, особенно у основания. Ножка в центральной части состоит из беспорядочно переплетенных светлых гиф. Наружные слои ножки образованы красновато-коричневыми, периклиально ориентированными гифами. Под действием К все части апотециев приобретают желтовато-коричневое окрашивание. При действии Н красноватый цвет эпитеция, эксципула и наружных слоев ножки интенсифицируется, гипотеций постепенно становится светло-коричневым. Сумки (34.0) 42.5–51.3 (63.0) × (2.8) 2.9–3.4 (3.7) мкм, цилиндрические. Апикальное утолщение сумок имеет узкий канал. Споры расположены в сумках в один ряд, периклиально или слегка наклонно ориентированы, 2-клеточные, удлинено-эллипсоидные, светло-коричневые, (6.5) 7.4–9.8 (11.9) × (2.2) 2.6–3.2 (3.8) мкм. Перегородка спор такой же контрастности, как клеточная стенка. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая, под СЭМ слегка орнаментирована.

Иллюстрации: Tibell (1981a); рис. 74 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется относительно крупными 2-клеточными спорами с гладкой оболочкой и четкой контрастной перегородкой, зеленым гипотецием, красновато-коричневым эпитецием и эксципулом, строением аскокарпа и реакцией с К. Близок к *C. debilis*, который также характеризуется зеленым гипотецием, красноватым эпитецием, эксципулом и наружными слоями ножки, однако отличается другой реакцией ножки с Н.

Экология и распространение. Встречается на коре, иногда на древесине лиственных деревьев, чаще всего *Quercus*, в ассоциации с другими калициоидными лишайниками и грибами, как паразит-парасимбионт на слоевищах лишайников, особенно часто на *Calicium viride*, и колониях свободноживущих водорослей, во влажных, иногда сухих и открытых местообитаниях, в умеренных широтах. Был собран на *Abies nordmanniana*, *Alnus glutinosa*, *Quercus robur*. Высота: 0–700 м над ур. м. Редкий вид, известно несколько его местонахождений в Европе (Nádovnik, 1940a; Nowak, Tobolewski, 1975; Tibell, 1979, 1981a, 1999; Purvis et al., 1992; Nimis, 1993; Randlane, Saag, 1999; Groner, 2006), на севере европейской части России (Херманссон, 1997), в Крыму (Titov, 1998; Титов, 1998a), Сибири (Воронюк, Макрый, 2002) и на Дальнем Востоке (Чабаненко, 1990). Найден также в Южной (Tibell, 1998c) и Северной Америке.

Исследованные эксикаты. Tibell: Cal. exs. 37, 217 (LE, UPS).

Исследованные образцы. **Великобритания.** Aberdeen, Ballochbuie forest, 1984, Coppins, n° 10660 (UPS); South Northumberland, 1979, Coppins, n° 4381 (UPS); Scotland, Westernness, 1978, Coppins, n° 3419 (UPS). **Грузия.** Абхазия, Гудаутский р-н, оз. Рица, 1988, Титов, n°n° 1476, 1574 (LE). **Россия.** Европейская часть: Карелия, заповедник «Кивач», 1998, Херманссон, n° 8792 (UPS); Республика Коми, Троицко-Печорский р-н, 1994, Хер-

манссон, n° 4292 (UPS). *Дальний Восток:* Лазовский р-н, Лазовский заповедник, 1989, Чабаненко (герб. Чабаненко). **США.** Oregon, Lane, Watershed 10, 1973, Pike, n° 2780 (UPS), 1973, Pike, Tracy, n° 3430 (UPS). **Украина.** Крым, Алуштинский р-н, Крымское заповедно-охотничье хозяйство, 1989, Титов, n°n° 1900, 1940, 2000, 2162 (LE). **Финляндия.** Alandia, 1893, Nylander (H), 1993, Pykala (H); Regio Aboensis, Turku, 1937, Laurila (UPS), 1922, Räsänen (UPS). **Швеция.** Engermanland, Natra par., Selshojden, 1991, Moberg, n° 10059 (UPS); Engermanland, Nordingra par., Ringkalleberget, 1990, Moberg, n°n° 91410, 10055 (UPS); Lule Lappmark, Hvikjork par., 1977, Tibell, n° 7157 (UPS); Oppland, Rangebu par., 1979, Tibell, n° 8695 (UPS); Uppland, Alsike par., 1988, Tibell, n° 88129 (UPS); Uppland, Harbo par., 1977, Tibell, n° 6651 (UPS); Uppland, Soderfors par., 1988, Tibell, n° 88129 (UPS), Uppland, Tibell, n° 8088 (LE, UPS).

55. **Chaenothecopsis vinosa** Titov, Lichenologist, 33, 4: 308 (2001).

Т и п : Китай, Сычуань, Тибетский автономный округ, около 40 км к юго-востоку от г. Лудин, восточный склон горы Гонгга, около 3300 м над ур. м., в елово-пихтовом лесу, на *Trebouxia* содержащем лишайниковом слоевище, обитающем на мхах у основания ствола *Abies fabri* во влажном и затененном местообитании, 1999, Титов, n° 6685 (L-HMAS: голотип; LE, UPS: изотипы).

Взрослые апотеции крупные, (0.65) 0.92–1.28 (1.80) мм выс., на ярко-красных, иногда черных у основания ножках. Головки апотециев от субсферических до полусферических, (0.10) 0.16–0.22 (0.35) мм в диам., черные. Эпитеций красный, 8–10 мкм толщ. Гимений светлый, с розовым оттенком, 50 мкм выс., с зеленоватыми спорами. Гипотеций красный, 60–100 мкм выс. Эксципул слабо развит, 4–8 мкм толщ., красный, состоит из периклиально ориентированных гиф. Эпитеций, гимений, гипотеций и эксципул содержат многочисленные гранулы красного пигмента около 1–2 мкм в диам., дающего с К яркое зеленое окрашивание. Ножки апотециев, как правило, изогнутые, иногда разветвленные, (0.05) 0.06–0.07 (0.15) мм в диам., ярко-красные или черные у основания, с зернистой поверхностью. Наружные слои ножки состоят из красных толстостенных периклиально ориентированных клеток, 2–3 мкм толщ. Самые наружные слои ножки обычно растрескиваются и характерная зернистая поверхность таким образом формируется. Внутренняя часть ножки состоит из светлых, тонких и рыхло переплетенных гиф. Ножка, особенно ее наружные слои, также содержит многочисленные гранулы красного пигмента. Все части апотециев, содержащие красный пигмент, приобретают зеленый цвет при действии К, все другие части апотециев К–, Н–. Сумки (40.0) 43.2–49.6 (52.0) мкм, цилиндрические или узкобулавовидные. Апекс ползурелых сумок имеет гомогенное утолщение, утончающееся при созревании сумок. Иногда в апикальном утолщении наблюдается тонкий канал. Споры расположены в сумках в 1–2 ряда, наклонно или антиклиально ориентированы в ползурелых сумках и слегка наклонно в зрелых. Споры одноклеточные, эллипсоидные, светло-зеленоватые, (6.0) 7.4–8.2 (10.0) × (2.0) 2.6–3.0 (3.5) мкм. Поверхность спор с орнаментом, хорошо различимым под световым микроскопом, под СЭМ орнамент выглядит в виде беспорядочно расположенных субэллипсоидных элементов с плоской поверхностью.

Иллюстрации: Titov (2001); рис. 75 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется апотециями на длинных, часто изогнутых красных ножках с зернистой поверхностью, наличием в апотециях красного пигмента, дающего яркое зеленое окрашивание с К, светлыми одноклеточными орнаментированными спорами, антиклинально ориентированными в полузрелых сумках, и обитанием на лишайниковом слоевище. Внешне *C. vinosa* может быть сходен с *C. haematopus*, оба вида имеют длинные апотеции, содержащие красный пигмент, и одинаковую реакцию апотециев с К, однако последний вид отличается серовато-коричневыми ножками с гладкой поверхностью, спорами с закругленными концами и зеленоватым эпитецием. Кроме того, *C. haematopus* встречается на древесине деревьев в затененных местообитаниях и не бывает ассоциирован с фотобионтом.

Экология и распространение. Паразит-парасимбионт на содержащем *Trebouxia* лишайниковом слоевище, обитающем на мхах у основания стволов *Betula utilis* и *Prunus stipulacea* во влажных и затененных местообитаниях. Высота: 3000–3200 м над ур. м. Известен только из типового местонахождения в Китае (Titov, 2001; Вэй, Титов, 2001).

Исследованные образцы. **Китай.** Сычуань, Тибетский автономный округ, восточный склон горы Гонгга, 1999, Титов, n° 6685 (L-HMAS: голотип), 6723, 6733 (L-HMAS, LE).

56. ***Chaenothecopsis viridialba*** (Krempelsh.) A.F.W. Schmidt, Mitt. Staatsinst. Allg. Bot. Hamburg, 13: 143 (1970b).

Базиним: *Calicium viridialbum* Krempelsh. in Arnold, Flora, 53: 482 (1870).

Т и п : Германия, Бавария, «Salzburger Alpen, Ramsau bei Berchtesgaden, an Larix», 1864, Krempelhuber (M: голотип).

Синонимы:

Calicium parietinum Ach. var. *cinerascens* Nyl. ex Norrl., Not. Sällsk. Fauna Fl. Fenn. Förh. 11: 173 (1871). — Т и п : Финляндия, «Lammi, Evois, 1865, Silen, Norrlin 327» (H-Nyl: голотип). — *Calicium cinerascens* (Nyl. ex Norrl.) Zahlbr., Cat. Lich. Univ. 1: 596 (1922). — *Mycocalicium cinerascens* (Nyl.) Vain., Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. 57, 1: 80 (1927).

Фотобионт отсутствует, иногда апотеции ассоциированы с колониями свободных водорослей. Апотеции (0.6) 1.0–2.0 (3.5) мм выс. Головки апотециев в нижней части и верхняя часть ножки иногда с красноватым оттенком, ножки серовато-белые. Головки апотециев от линзовидных до полусферических или бесформенных, (0.15) 0.18–0.26 (0.30) мм в диам., черные. Эпитеций тонкий, коричневатый. Гимений и гипотеций светлые. Гипотеций 80–100 мкм выс., состоит из светлых разветвленных, беспорядочно переплетенных гиф. Гипотеций в нижней части и экципул обычно содержат желтовато-красный пигмент. Экципул слабо развит, 10–15 мкм толщ., красновато-коричневый, состоит из 4–6 слоев периклинально ориентированных гиф. Ножки апотециев прямые, чаще изогнутые, иногда спиралевидно, (0.05) 0.06–0.08 (0.10) мм в диам. Центральная часть ножки состоит из светлых или зеленоватых, беспорядочно переплетенных гиф,

ориентированных в основном периклинально. Наружная часть ножки состоит из зеленоватых, периклинально направленных гиф. Ткани внешних слоев ножки отмирают, растрескиваются, что приводит к образованию характерной зернистой поверхности ножки и ее белому цвету, создающему впечатление наличия белого налета. Все части апотециев, содержащие красный пигмент, приобретают зеленый цвет при действии К, другие части апотециев К–, Н–. В некоторых образцах реакция не наблюдалась в связи с отсутствием красного пигмента. Сумки (40.0) 44.8–50.4 (52.0) × (2.8) 3.4–3.8 (4.2) мкм, цилиндрические. Апикальное утолщение полузрелых сумок имеет узкий канал. Споры расположены в сумках в один ряд, периклинально или слегка наклонно ориентированы, одноклеточные, эллипсоидные, коричневые, (7.0) 8.4–10.2 (11.0) × (2.4) 2.8–3.2 (3.5) мкм. Поверхность спор под световым микроскопом слегка ареолирована.

Иллюстрации: Schmidt (1970b); рис. 76 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется относительно крупными апотециями на длинных серовато-белых ножках, одноклеточными спорами и К+ реакцией апотециев. Некоторые образцы *C. asperopoda* с сильным белым налетом на ножке внешне похожи на *C. viridialba*, однако последний имеет одноклеточные споры, кроме того, *C. asperopoda* обитает на смоле хвойных деревьев.

Экология и распространение. Сапрофит на коре и древесине хвойных, реже лиственных деревьев во влажных местообитаниях, в холодно-умеренных широтах. Был собран на *Abies nordmanniana*, *A. sibirica*, *Betula* sp., *Larix gmelinii*, *L. kamtschatica*, *L. olgensis*, *Picea abies*, *P. ajanensis*, *Pinus* spp., *Quercus* sp., *Thuja* spp. Высота: 400–3500 над ур. м. Широко распространен в бореальной зоне Северного полушария. Отмечен для Скандинавии (Vainio, 1927; Tibell, 1999), Великобритании (Purvis et al., 1992), Австрии (Arnold, 1870), Германии (Schmidt, 1970, Wirth, 1995), Центральной Европы (Schmidt, 1970; Groner, 2006), Карпат (Nád-vorník, 1935, 1937, 1940; Оксер, 19566), севера европейской части России (Norrlin, 1871; Херманссон, 1997; Пыстина, 2001), Сибири (Титов, 1983в, 1984а, 1985б, 1990а; Седельникова, 1996, 2001; Урбанавичене, 1998), Дальнего Востока (Титов, 1991а; Titov, Tibell, 1993; Вэй, Титов, 2001). Обнаружен в Северной Америке (Goward, 1999; Peterson, Rikkinen, 1999).

Исследованные экзипаты. Tibell: Cal. exs. 38, 90 (LE, UPS).

Исследованные образцы. **Австрия.** Tirol, Ammergebirge, Ammerweald, 1971, Tibell, n° 4543 (UPS). **Великобритания.** Scotland, Argill, 1976, Tibell, n° 6619 (UPS). **Грузия.** Абхазия, Гудаутский р-н, оз. Рица, 1988, Титов, n° 1496, 1564, 1576 (LE). **Канада.** Ontario, Thunder Bay District, Lake Superior, Simpson Island, 1972, Tibell, n° 5384 (UPS); British Columbia, Wells Gray Provincial Park, 1972, Tibell, n° 5262 (UPS). **Китай.** Гирин, заповедник Чангбайшан, 1984, Титов, n° 6207 (LE). **Норвегия.** Oppland, 1979, Tibell, n° 8692 (Tibell, Cal. exs. 38). **Россия.** *Европейская часть:* Карелия, заповедник «Кивач», 2001, Степанова (LE); Республика Коми, 12 км к северо-западу от Сыктывкара, 1994, Hermansson, n° 3814 (UPS), Garvoka, 1992, Hermansson, n° K55, K79 (UPS). *Северный Кавказ:* Краснодарский край, Адыгейская АО, Апшеронский р-н, Камышанова поляна, 1982, Титов, n° 459 (LE). *Сибирь:* Таймыр, плато Путорана, оз. Капчук, 1982, Титов, n° 300, 399 (LE);

Саяны, Саяно-Шушенский заповедник, 1984, Титов, n° 920, 950, 1020 (LE); Бурятия, Баргузинский заповедник, 1983, Титов, n° 547, 617, 663, 664, 1394 (LE). **Дальний Восток:** Хабаровский край, Верхне-Буреинский р-н, Буреинский заповедник, 1990, Титов, n° 3593, 3627, 3727 (LE). **Словакия.** Vysoke Tatry Mts., Bielowodska dolina, 1988, Tibell, n° 88076 (UPS). **Финляндия.** Tavastia, Lammi, 1865, Norrlin (H); Kuusamo, Salla, 1937, Laurila (H); Sb. Rieksamaki, 1876, Norrlin (H); Kuusamo, Mantyjoki, 1877, Vainio (H). **Швейцария.** Bern, Berner Mittelland, 1970, Tibell, n° 4322 (UPS). **Швеция.** Engermanland, Bjorna par., 1991, Hermansson, 2789 (UPS); Dalarna, Harma national park, 1973, Tibell, n° 5457 (LE, UPS); Jämtland, Ratan par., 1991, Wedin, n° 3924, 3928 (UPS); Jämtland, Offerdal par., 1975, Tibell, n° 5294 (UPS); Värmland, Finnskoga par., 1978, Sundell, n° 12407 (UPS); Västerbotten, Asele par., 1989, Tibell, n° 18659, 18692 (UPS); Västerbotten, Vindeln par., 1989, Tibell, n° 18566 (UPS); Västerbotten, Bjurholm par., 1972, Tibell, n° 4582, 4586 (UPS); Uppland, Alsike par., 1850, Holmgren — как *Coniocybe nigricans* (UPS).

57. ***Chaenothecopsis viridireagens*** (Nádv.) A.F.W. Schmidt, Mitt. Staatsinst. Allg. Bot. Hamburg, 13: 153 (1970).

Базионим: *Calicium viridireagens* Nádv. Preslia, 18/19: 129 (1940a).

Т и п : Украина, Карпаты, «Lysý Pohár bei Černoholova, 350 m, ad lignum», 1936, Nádvorník (BRA: лектотип, предложен Tibell, Titov, Lisická, 2003).

Синонимы: *Calicium pusillum* var. *subparietinum* Nyl. in Stizenb., Jahresb. St. Gall. Naturwiss.: 277 (1882). — Т и п : Финляндия, «*Calic. subtile*, Anzi Lang. 215. ad Coniferas in Valle Tellina et circa Bormio» (H-Nyl 40673: лектотип, предложен Tibell, 1991b).

В образцах, собранных на древесине, апотеции обычно ассоциированы с водорослями рода *Stichococcus*. Апотеции обычно средних размеров, (0.5) 0.8–1.0 (1.5) мм выс., черные, блестящие, головки снизу и ножки в верхней части часто с красноватым оттенком. Головки апотециев от субсферических до полусферических и линзовидных, часто бесформенные, (0.08) 0.12–0.25 (0.30) мм в диам. Эпитеций тонкий, зеленовато-коричневый. Гимений светлый с зеленоватым или коричневым оттенком. Гипотеций 40–80 мкм выс., красновато-коричневый, содержит многочисленные бесцветные капли масла и гранулы желтовато-красного пигмента. Эксципул 10–15 мкм толщ., сформирован как продолжение наружных слоев ножки, коричневый, состоит из беспорядочно переплетенных, в целом периклиально ориентированных гиф, также содержит гранулы желтовато-красного пигмента. Ножки апотециев прямые, (0.03) 0.04–0.06 (0.07) мм в диам., черные, блестящие. Ножка состоит из беспорядочно переплетенных гиф, желатинизированных и светлых в центральной части и склеротизированных коричневых в наружной части ножки. Центральная часть ножки также нередко содержит гранулы красного пигмента. Под воздействием К апотеции сильно набухают, при этом все части апотециев, содержащие красный пигмент, приобретают стабильное ярко-зеленое окрашивание, однако при добавлении Н реакция прекращается и первоначальная окраска восстанавливается. Сумки (28.0) 34.6–38.2 (40.0) × (2.8) 3.0–3.4 (3.5) мкм, цилиндрические. Апикальное утолщение сумок имеет узкий канал. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклиально или слегка наклон-

но ориентированы, 2-клеточные, эллипсоидные, светло-коричневые, (6.0) 6.2–7.2 (7.8) × (2.0) 2.0–2.6 (2.8) мкм. Перегородка спор менее контрастная, чем клеточная стенка. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая, под СЭМ слегка орнаментирована.

Иллюстрации: Schmidt (1970b).

Таксономические особенности. Характеризуется 2-клеточными спорами с гладкой оболочкой и тонкой слабо пигментированной перегородкой, присутствием в апотециях красного пигмента, К+ реакцией и анатомией аскокарпа. Очень близок к широко распространенному в бореальной зоне Голарктики *C. consociata*, однако последний отличается более крупными спорами и, кроме того, является облигатным паразитом-парасимбиотом на слоевище *Chaenotheca chrysocephala*.

Экология и распространение. Сапрофит на древесине, реже коре хвойных и лиственных деревьев, часто в ассоциации с другими калициоидными лишайниками и грибами, иногда как паразит на слоевищах лишайников, особенно видов рода *Chaenotheca*, и колониях свободноживущих водорослей, во влажных местообитаниях, от холодно-умеренных до субтропических широт. В Голарктике был собран на *Abies fabri*, *A. nephrolepis*, *A. sachalinensis*, *Betula tortuosa*, *Larix* spp., *Picea* spp., *Pinus sibirica*, *Quercus* sp., *Thuja* spp., *Tsuga heterophylla*. Высота: 400–3500 м над ур. м. Широко распространен в обоих полушариях. Отмечен для Скандинавии (Tibell, 1999), Прибалтики (Lohmus, 1998; Randlane, Saag, 1999), Великобритании (Purvis et al., 1992), Испании (Etayo, 1989), Центральной и Восточной Европы (Nádvorník, 1940a; Окснер, 1956б; Макаревич, 1963; Schmidt, 1970b; Ромс, 1975; Nowak, Tobolewski, 1975; Макаревич и др., 1982; Groner, 2006), Белоруссии (Голубков, Титов, 1990), севера европейской части России (Херманссон, 1997; Пыстина, 2001; Урбанавичене, 2005), Ленинградской обл. (Кузнецова, Гимельбрант, 2002), Крыма (Титов, 1998а), Сибири (Титов, 1985б, 1990а; Урбанавичене, 1998; Воронюк, Макрый, 2002), Дальнего Востока (Титов, 1991а; Titov, Tibell, 1993; Вэй, Титов, 2001; Titov, Kuznetsova, Himelbrant, 2004) и Юго-Восточной Азии (Titov, 2000). Известен также из Северной (Tibell, 1975; Goward, 1999; Peterson, Rikkinen, 1999) и Южной Америки (Tibell, 1998с) и Австралии (Tibell, 1987b).

Исследованные эксикаты. Tibell: Cal. exs. 64 (LE).

Исследованные образцы. **Австрия.** Tirol, Otztal, Umwalden, 1971, Tibell, n° 4516 (UPS). **Белоруссия.** Пригубская равнина, 1985, Голубков (MSK). **Грузия.** Абхазия, Гудаутский р-н, оз. Рица, 1988, Титов, n° 1491 (LE). **Испания.** Канарские острова, La Gomera, 2004, Tibell, n° 23805 (UPS). **Канада.** British Columbia, Wells Gray Provincial Park, 1972, Tibell, n° 5208 (UPS). **Китай.** Гирин, заповедник Чангбайшан, 1984, Титов, n° 5236, 5142 (LE). **Норвегия.** Hedmark, Grue, Vellingroa, 1978, Tibell, n° 8093 (UPS); Oppland, Rangebu par., 1979, Tibell, n° 8635, 8642, 8660, 8686 (UPS). **Польша.** Woj. Nowosadeckie, Tatry Wysokie, 1160 m, 1966, Tobolewski (POZ), 1961, Nowak, n° 8685 (KRAM-L); Woj. Bielskie, Beskid Mali, 1961, Nowak, n° 7160 (KRAM-L); Beskid Zywiecki, 1965, Nowak, n° 15833 (KRAM-L). **Россия.** *Европейская часть:* Кольский полуостров, Мурманская область, Печенгский р-н, пос. Луостари, 1981, Титов, n° 767 (LE). *Северный Кавказ:* Краснодарский край, Адыгейская АО,

Майкопский р-н, Гузерипль, плато Абаго, 1993, Титов, n° 4531 (LE). *Сибирь*: Саяны, Саяно-Шушенский заповедник, 1984, Титов, n° 1016, 1175 (LE); Бурятия, Баргузинский заповедник, 1983, Титов, n° 592 (LE). *Дальний Восток*: Хабаровский край, Верхне-Буреинский р-н, Буреинский заповедник, 1990, Титов, n° 3710 (LE); Сахалинская обл., о. Кунашир, 1989, Титов, n° 2392, 2706, 2707 (LE); Камчатка, Козыревский р-н, Козыревск, 1984, Титов, n° 1407 (LE). *Словакия*. Vysoke Tatry, 21 km WNW of Tatranska Lomnica, 1988, Tibell (UPS). *США*. Michigan, Keweenaw Co., Isle Royale, 1972, Tibell, n° 4658 (UPS). *Украина*. Крым, Алуштинский р-н, Крымское заповедно-охотничье хозяйство, 1989, Титов, n° 1899 (LE). *Финляндия*. Satakunta, 1989, Kuusinen, n° 2432 (H); U. Lohja, Lievio, 1997, Rykala, n° 17670 (H); V. Lohjon kunta, Talpela, 1994, Rykala, n° 13100 (H). *Франция*. Haute Savoie, 1 km SSE of Chamonix, 1970, Tibell, n° 4386 (UPS). *Швеция*. Lule Lappmark, Muddas National park, 1977, Tibell, n° 7100, 7150 (UPS); Pite Lappmark, Arvidsjaur par., 1977, Tibell, n° 7231 (UPS); Västerbotten, Vindeln par., 1989, Tibell, n° 18641 (UPS).

58. *Chaenothecopsis weiana* Titov, Lichenologist, 33, 4: 310 (2001).

Т и п : Китай, Сычуань, Тибетский автономный округ, около 40 км к юго-востоку от г. Лудин, восточный склон горы Гонгга, около 2000 м над ур. м., в смешанном субтропическом лесу, на коре *Betula utilis* во влажном и затененном местообитании, 1999, Титов, n° 6688 (L-HMAS: голотип; LE, UPS: изотипы).

Апотеции ассоциированы с водорослями рода *Trentepohlia*. Апотеции мелкие, (0.45) 0.63–0.77 (1.00) мм выс. Головки апотециев субсферические, полусферические или линзовидные, (0.12) 0.15–0.19 (0.25) мм в диам., черные, снизу покрыты беловатым или цвета ржавчины налетом. Эпитеций 4–6 мкм толщ., светло-коричневый. Гимений около 50 мкм выс., светлый, с зеленоватым оттенком. Гипотеций 60–80 мкм выс., светло-коричневый, состоит из субсферических клеток около 3–6 мкм в диам. Эксципул слабо развит, светло-коричневый, 6–10 мкм толщ., состоит из 2–4 слоев периклиально ориентированных гиф 2–3 мкм толщ. Ножки прямые или изогнутые, около 0.05 мм в диам., желтовато-коричневые, часто с зернистой поверхностью и тонким беловатым налетом. Ножка состоит из тонких, беспорядочно переплетенных светлых гиф, около 1 мкм толщ. Под микроскопом налет желтовато-зеленый. Эпитеций, гимений и гипотеций становятся красноватыми при добавлении К. Цвет пигментированных частей апотеция интенсифицируется с Н. Сумки (40.0) 42.2–44.2 (46.0) × (3.0) 4.5–5.1 (5.5) мкм, узкобулавовидные. Полузрелые сумки с гомогенным апикальным утолщением около 3–4 мкм толщ., при созревании сумок апикальное утолщение суживается. Споры раположены в сумках в 2 ряда, наклонно или почти антиклинально ориентированы, одноклеточные, узкоэллипсоидные, светлые, (7.5) 8.0–9.2 (10.0) × (2.2) 2.5–2.9 (4.0) мкм. Споры с орнаментом, слабо различимым под световым микроскопом, под СЭМ видны беспорядочно переплетенные продольные гребни.

Иллюстрации: Titov (2001); рис. 77 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется некрупными апотециями, ассоциированными с *Trentepohlia*, беловатым или цвета ржавчины налетом на головках, желтовато-коричневыми ножками с часто зернистой поверхностью и беловатым налетом, одноклеточными спорами, анатомией апотециев и К+ реакци-

ей. Несколько напоминает *C. rubescens*, который также характеризуется одноклеточными спорами, часто светлыми ножками апотециев, ассоциированными с *Trentepohlia*, однако последний вид отличается от *C. weiana* сильно развитой орнаментацией спор и другой реакцией апотециев с К. *C. trassii*, характеризующийся одноклеточными спорами и присутствием красного пигмента в гимении, отличается от *C. weiana* темными ножками апотециев, спорами с гладкой оболочкой и анатомией аскокарпа. *C. nivea*, который также имеет одноклеточные споры и красный пигмент в апотециях, отличается сильно желатинизированными гифами ножки.

Экология и распространение. Обнаружен на коре *Betula utilis* в субтропическом лесу, во влажном и затененном местообитании. Высота: 1900–2500 м над ур. м. Известен только из типового местонахождения в Китае, где он, однако, не редок (Titov, 2001).

Исследованные образцы. **Китай**. Сычуань, Тибетский автономный округ, около 40 км к юго-востоку от г. Лудин, 1999, Титов, n° 6688 (L-HMAS: голотип), 6699, 6743 (L-HMAS, LE, UPS).

Под 2. *MYCOCALICIUM* Vain. ex Reinke

Jahrb. Wiss. Bot. 28: 84 (1895)

Т и п : *Calicium parietinum* Ach., Kongl. Vetensk. Acad. Handl. 1816: 260.

Синонимы:

Mycocalicium Vain., Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. 7 (2): 182 (1890) — nomen nudum.

Sphinctrinella Nád., Ann. Mycol. 40, 1–2: 138 (1942b). — Т и п : *Sphinctrinella calicioides* Nád.

Литература: Vainio (1927), Nádorník (1940b), Schmidt (1970b), Tibell (1984b, 1990, 1999), Титов (1998в).

Собственное лихенизированное слоевище не образуется, фотобионт отсутствует. Апотеции черные, на ножках, без налета. Головки апотециев от сферических до линзовидных и обратноконусовидных, мазедий не развивается. Эксципул хорошо развит, может быть сформирован из коричневых, периклиально, иногда антиклинально ориентированных гиф или изодиаметрических клеток. Ножка состоит из темно-коричневых, периклиально ориентированных гиф, внутренние слои нередко более светлые и рыхлые. Сумки цилиндрические, 30–60 мкм дл., образуются из аскогенных гиф через стадию крючка. Сумки имеют апикальное утолщение, наиболее хорошо заметное на полузрелой стадии развития сумок. Споры одноклеточные, веретеновидные, обычно от коричневых до темно-коричневых, 5–10 × 3–5 мкм, гладкие или с бородавчатым орнаментом.

Анаморфы пикнидиального (целомицетного) типа.

У некоторых видов обнаружены вульпиновая, пинастровая и тетроновая кислоты.

Виды рода *Mycocalicium* являются сапрофитами на высших растениях, встречаются обычно на древесине, реже коре деревьев, также на обработанной древе-

сине как во влажных, так и в относительно сухих местообитаниях. Широко распространены на территории лесной зоны Голарктики в холодно-умеренных областях. Часть видов имеет более широкое распространение от Гипоарктики до субтропиков, ареал небольшой группы видов ограничен тропическими районами.

В настоящее время в мире известно 13 видов *Mycocalicium*, 8 из которых встречаются в Голарктике. *M. albonigrum* (Nyl.) Fink и *M. subtile* (Pers.) Szatala циркумполярно распространены в Голарктике и за ее пределами, *M. ilimoniae* Hladun et Muniz недавно описан на Иберийском полуострове (неопубл.), *M. americanum* (R. Sant.) Tibell встечается главным образом в тропических и субтропических регионах Южной и Северной Америки, найден также в Австралии, *M. victoriae* (C. Knight ex F. Wilson) Nád. имеет широкое распространение в субтропических районах обоих полушарий, *M. ravenellii* (Tuck.) Fink известен из субтропических регионов Северной и Центральной Америки и Африки, *M. sequoiae* Bonar и *M. fuscipes* (Tuck.) Fink известны только из Северной Америки, *M. anomalum* Tibell не обнаружен за пределами Южной Америки, *M. fulvofuscum* (F. Wilson ex Bailey) Tibell эндемичен для Австралии и *M. rapax* Tibell — для Южной Африки.

Ключ для определения известных в мире видов *Mycocalicium*
(знаком «*» отмечены виды, не обнаруженные в Голарктике)

1. На слоевище *Pertusaria*, на скалах, в Южной Африке *M. rapax**.
— На других субстратах 2.
2. Эксципул хорошо развит, с сильно загнутым внутрь краем 3.
— Край эксципула ровный или эксципул слабо развит 4.
3. Эксципул снаружи с зеленовато-желтым налетом; в тропической – субтропической Америке и Африке *M. ravenellii*.
— Эксципул без налета; в тропической – субтропической Америке и Австралии *M. americanum*.
- 4 (2). Эксципул снаружи с коричневым налетом; в Австралии ... *M. fulvofuscum**.
— Эксципул без налета 5.
5. На экссудатах деревьев 6.
— На коре и древесине деревьев 8.
6. Головки апотециев при действии К краснеют; на застывшем соке *Mangifera indica* в субтропической Индии *M. chaudharii**.
— Апотеции К– 7.
7. Споры окружены желатинизированной оболочкой, эксципул состоит из изодиаметрических клеток, апикальное утолщение сумок 4–5 мкм дл., с хорошо различимым каналом; на выделениях поврежденных огнем *Sequoia* и *Sequoiadendron* в западной Сев. Америке *M. sequoiae*.
— Споры без желатинизированной оболочки, эксципул состоит из периклиально ориентированных гиф, апикальное утолщение сумок менее 2 мкм дл., без

- канала; на экссудатах семян *Tristerix*, в тропической Южн. Америке *M. viscinicola**.
- 8 (5). Гифы ножки апотециев и эксципула красного цвета, при действии К дают красно-фиолетовую реакцию *M. victoriae*.
— Апотеции К– 9.
 9. Сумки 50–60 мкм, споры более 10 мкм; в Сев. Америке *M. fuscipes*.
— Сумки менее 50 мкм, споры менее 10 мкм 10.
 10. Эксципул состоит из тонкостенных, изодиаметрических клеток 8–13 мкм в диам.; вид широко распространен в обоих полушариях *M. albonigrum*.
— Эксципул состоит из периклиально ориентированных склеротизированных гиф или из псевдопаренхимной ткани, состоящей из толстостенных изодиаметрических или цилиндрических клеток 4–6 мкм в диам. 11.
 11. Ножка и эксципул состоят из светлых желатинизированных гиф, центральная часть ножки более светлая; в умеренных регионах Южн. Америки *M. anomalum**.
— Ножка, в том числе центральная часть, и эксципул состоят из коричневых или слегка зеленоватых склеротизированных гиф 12.
 12. Апотеции 0.6–1.5 мм выс., на черных ножках; вид повсеместно распространен на древесине во всех регионах мира *M. subtile*.
— Апотеции 0.2–0.4 мм выс., ножки оливково-коричневые; на сухих сосновых шишках, в Испании *M. ilimoniae*.

1. ***Mycocalicium albonigrum*** (Nyl.) Fink, The Lichen Flora of the United States: 72 (1935).

Базиним: *Calicium albonigrum* Nyl., Syn. Lich.: 159 (1860).

Т и п : США, «New Hampshire», Tuckerman (H-Nyl: голотип).

Синонимы: *Phacotium albonigrum* Trevis., Flora, 45: 6 (1862). — *Mycocalicium albonigrum* (Nyl.) Tibell, Lichenologist, 14: 238 (1982).

Взрослые апотеции (0.6) 0.8–1.0 (1.4) мм выс., черные, без налета, на черных или светлых у основания ножках. Головки апотециев от обратноконических до линзовидных, (0.08) 0.08–0.12 (0.15) мм шир. Эпитеций 5–10 мкм толщ., коричневый. Гимений светлый, около 50 мкм выс. Гипотеций темно-коричневый, 100–150 мкм выс., состоит из беспорядочно переплетенных, анастомозирующих гиф. Эксципул хорошо развит, 30–40 мкм толщ., коричневый, состоит из тонкостенных изодиаметрических клеток, 8–13 мкм в диам. Ножки апотециев прямые, (0.06) 0.06–0.08 (0.10) мм в диам., состоят из периклиально ориентированных коричневых гиф около 3 мкм толщ. Все части апотециев К–, Н–. Сумки (30) 35–45 (50) × (3) 3–4 (4.5) мкм, цилиндрические, апикальное утолщение полузрелых сумок с коротким каналом, исчезающим в процессе их созревания. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклиально или слегка наклонно ориентированы,

одноклеточные, эллипсоидные, темно-коричневые, (5.8) 6.2–8.2 (9.0) × (3.0) 3.0–3.2 (3.5) мкм. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая, под СЭМ различим слабо развитый бородавчатый орнамент. Пикниды встречаются редко. По данным Tibell (1987b), пикниды от субсферических до грушевидных, черные, 0.1–0.2 мм в диам. Пикноконидии 4–5 × 1.5–2 мкм.

Иллюстрации: Tibell (1987b); рис. 78 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется одноклеточными широкоэллипсоидными гладкими спорами и строением эксципула, состоящего из крупных тонкостенных изодиаметрических клеток. Очень близок к *M. subtile*, от которого отличается строением эксципула.

Экология и распространение. Сапрофит на древесине деревьев, обычно в открытых и сухих местообитаниях. Найден на *Abies* sp., *Eucalyptus* spp., *Fagus orientalis* и *Nothofagus* spp. Высота 5–1000 м над ур. м. Известен из Северной (Nylander, 1860; Zahlbruckner, 1922; Fink, 1935) и Южной Америки (Tibell, 1982b, 1996b, 1998c), Австралии и Новой Зеландии (Tibell, 1987b), найден также в Крыму (Титов, 1998a) и Японии (Tibell, Thor, 2003).

Исследованные образцы. **США.** Голотип (H); Florida, Collier Co., 1976, Crane, n° 43461 (LE). **Украина.** Крым, Феодосийский р-н: село Лесное, дорога на гору Айвылык, 1961, Ромс (KW, LE); кордон «Буковский», 1989, Титов, n° 2801 (LE).

2. *Mycocalicium americanum* (R. Sant.) Tibell, Symb. Bot. Upsal. 27, 1: 182 (1987b).

Базионим: *Calicium americanum* R. Sant., Ark. Bot. 30A: 11 (1943).

Т и п : Парагвай, 1893, Malme, n° 1559 (S: лектотип, предложен Tibell, 1987b — non vidi; UPS: изолектотип).

Синонимы:

Mycocalicium australicum Räs., Arch. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo, 3: 188 (1949). — Т и п : Австралия, «New South Wales, eastern cruck, lignicola», 1892, leg. Wilson, det. Räsänen, 1944 (H: лектотип, предложен Tibell, 1987b).

Обычно образует белые пятна на субстрате (древесине). Апотеции некрупные, 0.5–0.8 мм выс., черные или темно-коричневые, без налета, на толстых ножках, обычно более толстых у основания. Мазедий черный, обычно хорошо развит. Головки апотециев от линзовидных до обратноконических и полусферических, 0.25–0.35 мм в диам. Эпитеций тонкий, коричневый. Гимений светлый. Гипотеций гиалиновый, слабо развит. Эксципул хорошо развит, с сильно вогнутым внутрь краем, 60–90 мкм толщ., сформирован беспорядочно переплетенными гифами, красновато-коричневыми в наружных слоях и гиалиновыми во внутренних. Ножки апотециев прямые, короткие, 0.1–0.2 мм в диам., черные или светло-коричневые, блестящие. Ножка состоит из беспорядочно переплетенных гиф, красновато-коричневых в наружных слоях и светлых во внутренних. Ножка и эксципул содержат аморфные гранулы желтоватого или красноватого пигмента. Под воздействием К все части апотециев с красноватым оттенком становятся фиолетово-красными, при действии Н красноватый цвет интенсифицируется. Сумки 50–

60 × 4–5 мкм, цилиндрические. Апекс тонкий, около 1.5 мкм, без канала. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклиально или слегка наклонно ориентированы, одноклеточные, эллипсоидные или веретеновидные, темно-коричневые, 9–11 × 4–6 мкм, с ареолированной поверхностью.

Иллюстрации: Tibell (1987b); рис. 79.

Таксономические особенности. Характеризуется некрупными апотециями на толстых ножках и сильно вогнутым краем эксципула, наличием мазедия на поверхности диска и реакцией эксципула и ножки с К. Близок к *M. ravenellii* и *M. victoriae*, оба вида имеют аналогичную реакцию с К. Однако *M. ravenellii* отличается наличием желтовато-зеленоватого налета на поверхности эксципула, *M. victoriae* — более высокими апотециями и незагнутым краем эксципула.

Экология и распространение. Сапрофит на древесине деревьев, обычно в сухих и открытых местообитаниях. Известен из субтропических регионов Северной и Центральной Америки (Nádvorník, 1942b; Tibell, 1984, 1996b), приводится для Австралии (Tibell, 1987b).

Исследованные эксикаты. Tibell: Cal. exs. 167, 192 (LE).

Исследованные образцы. **Мексика.** Baja California Sur, 1991, Kalb, Nash (UPS); 1993, Wetmore, n° 72058 (UPS). **Парагвай.** Изолектотип (UPS). **США.** Florida, 1958, Tuckerman (FH).

3. *Mycocalicium fuscipes* (Tuck.) Fink, The Lichen Flora of the United States: 72 (1935).

Базионим: *Calicium fuscipes* Tuck., Gen. Lich.: 240 (1872).

Т и п : США, «New Jersey, Closter», 1864, Austin (FH: лектотип, hoc loco; BP: синтип).

Фотобионт отсутствует. Апотеции 0.5–1 мм выс., черные, без налета. Головки апотециев от линзовидных до полусферических, часто бесформенные, 0.10–0.15 мм в диам., нижняя поверхность головки с беловатым оттенком. Эпитеций тонкий, коричневый. Гимений светлый. Гипотеций 50–70 мкм выс., коричневый. Эксципул слабо развит, 15–25 мкм толщ., сформирован как продолжение наружных слоев ножки, коричневый, состоит из беспорядочно переплетенных, в целом периклиально ориентированных гиф. Ножки апотециев прямые или изогнутые, 0.04–0.06 мм в диам., черные, блестящие. Ножка состоит из беспорядочно переплетенных коричневых гиф, более периклиально ориентированных в верхней части. Под воздействием К апотеции сильно разбухают, апотеции Н—. Сумки длинные, 55–65 × 4–5 мкм, цилиндрические. Апикальное утолщение зрелых сумок имеет узкий канал, полужелтые сумки с гомогенным апикальным утолщением. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклиально или слегка наклонно ориентированы, одноклеточные, зрелые иногда 2-клеточные, от эллипсоидных до широкоэллипсоидных и веретеновидных, темно-коричневые, 10–12 × 4–6 мкм. Перегородка спор, когда присутствует, контрастная. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая.

Иллюстрации: рис. 80 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется некрупными черными апотециями, длинными сумками, темно-коричневыми, одно- или иногда 2-клеточными спорами с гладкой оболочкой.

Экология и распространение. Сапрофит на древесине различных пород хвойных деревьев, известен только из типового местонахождения (Tuckerman, 1872; Zahlbruckner, 1922; Fink, 1935).

Исследованные экзикаты. Reliquiae Tuckermanianae: 22 (BP).

Исследованные образцы. **США**. Лектотип (FH), синтип (BP).

4. *Mycocalicium llimonae* Hladun et Muñiz, Lichenologist (в печати).

Т и п : Испания, «Catalonia, Barselona, Sant Cugat del Valles», 2003, Hladun, Fugueras, Muñiz (BCC: голотип — non vidi).

На субстрате (сосновых шишках) образует хорошо заметные белые пятна. Взрослые апотеции 0.18–0.33 мм выс., черные, без налета, на оливково-коричневых ножках. Головки апотециев от субсферических до линзовидных, 0.03–0.2 мм шир. Эпитеций светло-коричневый, 4–7 мкм толщ. Гипотеций оливково-коричневый, 60–75 мкм выс. Эксципул коричневый, состоит из периклиально ориентированных склеротизированных гиф 5–6 мкм толщ. Ножки апотециев 0.02–0.05 мм в диам., состоят из в основном периклиально ориентированных, разветвленных, светло-коричневых желатинизированных гиф. Все части апотециев К–, Н–. Сумки 30–50 × 2.5–4 мкм, цилиндрические, с однообразным апикальным утолщением без канала. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклиально или слегка наклонно ориентированы, одноклеточные, эллипсоидные, светло-коричневые, 5–9 × 2–4 мкм. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая, под СЭМ различим слабо развитый бородавчатый орнамент. Пикниды не обнаружены.

Иллюстрации: Muñiz, Hladun (2006).

Таксономические особенности. Характеризуется мелкими апотециями на оливково-коричневых ножках, одноклеточными эллипсоидными гладкими спорами и строением эксципула, состоящего из периклиально ориентированных гиф, а также обитанием на сухих сосновых шишках.

Экология и распространение. Сапрофит на сухих сосновых шишках. Обнаружен на шишках *Pinus halapensis*, *P. pinaster*, *P. pinea* и *P. sylvestris*. Высота: 0–900 м над ур. м. Известен только на Иберийском полуострове, где обитает в открытых сосновых лесах.

Примечание. Характеристика *M. llimonae* приведена по данным Muñiz, Hladun (2006).

5. *Mycocalicium ravenellii* (Tuck.) Fink, The Lichen Flora of the United States: 72 (1935).

Базионим: *Calicium ravenellii* Tuck. in Nyl., Not. Sällsk. Fauna Fl. Fenn. Förh, 5: 42 (1861).

Т и п : США, «Washington», 1876, Tuckerman (FH: лектотип, hoc loco).

Синонимы: *Sphinctrinella calicioides* Nadv. Ann. Mycol. 40, 1–2: 138 (1942b). —

Т и п : США, «Iowa, Fazzette Co., an Holz von Cedrus», 1896, Fink (M: голотип —

non vidi, вероятно, утерян; UC: изотип). — *Mycocalicium calicioides* (Nadv.) Tibell, Beih. Nova Hedwigia, 79: 672 (1984).

Апотеции некрупные, 0.5–0.8 мм выс., черные или темно-коричневые, на толстых ножках, обычно более толстых у основания. Мазедий черный, обычно хорошо развит. Головки апотециев от линзовидных до обратноконических и полусферических, 0.25–0.35 мм в диам., снаружи имеют структуру в виде продольно направленных борозд. Эксципул снаружи покрыт желтовато-зеленоватым налетом. Эпитеций тонкий, коричневый. Гимений светлый. Гипотеций гиалиновый, слабо развит. Эксципул хорошо развит, с сильно вогнутым внутрь краем, 80–100 мкм толщ., сформирован беспорядочно переплетенными гифами, красновато-коричневыми в наружных слоях и гиалиновыми во внутренних. Ножки апотециев прямые, короткие, 0.1–0.2 мм в диам., черные или светло-коричневые, блестящие. Ножка состоит из беспорядочно переплетенных гиф, красновато-коричневых в наружных слоях и светлых во внутренних. Ножка и эксципул содержат аморфные гранулы желтоватого или красноватого пигмента. Под воздействием К все части апотециев с красноватым оттенком становятся более красными, при действии Н красноватый цвет интенсифицируется. Сумки 50–60 × 4–5 мкм, цилиндрические. Апикальное утолщение имеет короткий канал. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклиально или слегка наклонно ориентированы, одноклеточные, эллипсоидные или веретеновидные, темно-коричневые, 8–10 × 4–6 мкм, с гладкой под световым микроскопом оболочкой.

Иллюстрации: Nadvorník (1942b), Tibell (1996b); рис. 81 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется некрупными апотециями на толстых ножках и характерной структурой поверхности головок, сильно вогнутым краем эксципула, наличием желтовато-зеленоватого налета на поверхности эксципула и реакцией эксципула и ножки с К. Близок к *M. americanum* и *M. victoriae*, оба вида имеют аналогичную реакцию с К. Однако *M. ravenellii* отличается наличием желтовато-зеленоватого налета на поверхности эксципула, кроме того, апотеции *M. victoriae* более высокие и край эксципула не загнут.

Экология и распространение. Сапрофит на древесине деревьев. Встречается обычно в сухих и открытых местообитаниях. Известен из субтропических регионов Северной и Центральной Америки (Nadvorník, 1942b; Tibell, 1984, 1996b), приводится для Африки (Tibell, 1996b).

Исследованные образцы. **Мексика**. Baja California sur, sierra de la Laguna, 1993, Wetmore, n° 71966 (UPS). **США**. Лектотип (FH); Iowa, Fazzette Co., an Holz von Cedrus, 1896, Fink (UC).

6. *Mycocalicium sequoiae* Bonar, Madrono, 21: 68 (1971).

Т и п : США, «California, Tulare Co., Sequoia National park», 1935, Bonar (UC: голотип — non vidi, UPS: изотип).

Апотеции формируются на темной псевдостроме, состоящей из коричневых переплетенных гиф. Апотеции крупные, 1.5–3.5 мм выс., черные или темно-коричневые, часто разветвленные, на длинных ножках, покрыты желтоватым кри-

сталлическим налетом. Головки апотечиев от линзовидных до полусферических, 0.3–1.1 мм в диам. Эпитеций тонкий, светло-коричневый. Гимений светлый или зеленоватый. Гипотечий красновато-коричневый, состоит из изодиаметрических клеток 5–8 мкм в диам. Эксципул хорошо развит, 80–100 мкм толщ., также сформирован изодиаметрическими клетками 10–15 мкм в диам. Ножки апотечиев прямые или извилистые, разветвленные, 0.2–0.4 мм в диам. Ножка состоит из беспорядочно переплетенных желатинизированных гиф, красновато-коричневых в наружных слоях и более светлых во внутренних. Снаружи ножка окружена слоем изодиаметрических пигментированных клеток. В ножке и гипотечии содержатся многочисленные бесцветные жировые включения. Под действием К все части апотечиев с красноватым оттенком становятся более красными, Н–. Сумки 35–45 × 4–5 мкм, цилиндрические или узкобулавовидные. Апекс сумок сильно утолщен, с хорошо развитым каналом. Споры расположены в сумках в 1 ряд, наклонно или почти антиклинально ориентированы, одноклеточные, эллипсоидные с закругленными концами, светло-коричневые, 5–8 × 3–4 мкм, с гладкой под световым микроскопом оболочкой. Под СЭМ заметен орнамент в виде беспорядочно переплетенных гребней.

Иллюстрации: Tibell, Titov (1995); рис. 82 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется длинными разветвленными апотечиями, развивающимися из псевдостромы, наличием желтоватого налета на поверхности эксципула и анатомией плодовых тел, в первую очередь изодиаметрическими клетками гипотечия, эксципула и ножки.

Экология и распространение. Встречается на экссудатах поврежденных огнем *Sequoia* и *Sequoiadendron*, обычно во влажных и затененных местообитаниях. Известен только из Калифорнии (Bonar, 1971; Tibell, Titov, 1995).

Исследованные образцы. **США.** Изотип (UPS); California, Tulare Co., Sequoia National park, Powell (UC); California, Santa Cruz Co., Big Basin State park, Bonar (UC); California, Calaveras big tree state park, 1992, Rikinen, n° 92055 (UPS).

7. ***Mycocalicium subtile*** (Pers.) Szatala, Magyar Bot. Lapok, 24: 47 (1926).

Базиним: *Calicium subtile* Pers., Tent. Disp. Meth. Fung. Suppl.: 60 (1797).

Т и п : Швеция, без указания точного местонахождения (L: голотип — non vidi).

Синонимы:

Calicium parietinum Ach., Kongl. Vetensk. Acad. Handl.: 260 (1816). — Т и п : Швеция (H-Ach 1471: лектотип, предложен Tibell, 1987a).

Calicium parietinum * *leucothallum* Ach., Kongl. Vetensk. Acad. Handl.: 261 (1816) — nomen nudum.

Calicium parietinum f. *muscicola* Zwackh, Lich. Heidelberg.: 7 (1883) — nomen nudum. — Т и п : Германия, «Heidelberg», 1879, Zwackh-Holzhausen (LE: синтип).

Calicium minutellum Ach., Kongl. Vetensk. Acad. Handl.: 118 (1816). — Т и п : Швеция, без указания точного местонахождения (H-Ach: голотип, UPS: изотип). — *Calicium subtile* var. *minutellum* (Ach.) Zahlbr., Cat. Lich. Univ. 1: 628 (1922).

Calicium pallescens Nyl., Lich. Scand.: 289 (1861). — Т и п : Финляндия (H: голотип). — *Mycocalicium pallescens* (Nyl.) Vain., Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. 57, 1: 161 (1927).

Cyphelium parietinum f. *major* Bagl. et Carestia, Atti Soc. Crittog. Ital.: 246 (1880). — nomen nudum.

Cyphelium parietinum f. *minor* Bagl. et Carestia, Atti Soc. Crittog. Ital.: 246 (1880) — nomen nudum. — *Mycocalicium subtile* f. *minor* Szatala, Ann. Hist.-Nat. Mus. Natl. Hung.: 106 (1926). — Т и п : Румыния (BP: изотип).

Образует на субстрате хорошо заметные белые пятна. Взрослые апотечии (0.6) 0.6–0.8 (1.5) мм выс., черные, без налета, на черных ножках, иногда с беловатым или коричневатым оттенком на нижней поверхности эксципула. Головки апотечиев от обратноконических до линзовидных, (0.08) 0.10–0.18 (0.30) мм шир. Эпитеций коричневый. Гимений светлый. Гипотечий темно-коричневый, 60–90 мкм выс. Эксципул обычно хорошо развит, 15–50 мкм толщ., коричневый, часто с красноватым оттенком, состоит из периклинально ориентированных склеротизированных гиф или из псевдопаренхимной ткани из толстостенных изодиаметральных или цилиндрических клеток 4–6 мкм в диам. Ножки апотечиев прямые или изогнутые, (0.05) 0.06–0.10 (0.14) мм в диам., состоят из в основном периклинально ориентированных, разветвленных, коричневых или красноватых в наружных слоях гиф. Все части апотечиев К–, Н–, иногда Н вызывает красновато-коричневое окрашивание. Сумки (30) 35–40 (50) × (3) 3–4.5 (5) мкм, цилиндрические, с однообразным апикальным утолщением без канала. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклинально или слегка наклонно ориентированы, одноклеточные, эллипсоидные или веретеновидные, темно-коричневые, (6.2) 6.8–8.4 (10.0) × (3.0) 3.5–4.5 (5.0) мкм. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая, под СЭМ различим слабо развитый бородавчатый орнамент. Пикниды встречаются редко. По данным Tibell (1987b), пикниды от субсферических до грушевидных, черные, 0.15–0.2 мм в диам. Пикноконидии 4–5 × 1–1.5 мкм.

Иллюстрации: Tibell (1987b); рис. 83 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется одноклеточными веретеновидными гладкими спорами и строением эксципула, состоящего из периклинально ориентированных склеротизированных гиф или из псевдопаренхимной ткани из толстостенных изодиаметральных или цилиндрических клеток 4–6 мкм в диам. Близок к *M. albonigrum*, от которого отличается строением эксципула.

Экология и распространение. Сапрофит; чаще всего встречается на древесине как лиственных, так и хвойных деревьев, на обработанной древесине, редко на коре. Обычно в открытых и сухих местообитаниях. Обладает высокой температурной толерантностью и крайне широко распространен в Голарктике от Гипоарктики до субтропиков, часто отмечался за пределами Голарктики во всех лесных регионах мира. Поскольку под названием *M. subtile* долгое время упоминались многие представители микокалициевых грибов, мы не приводим здесь многочисленные литературные ссылки о нахождении этого вида.

Исследованные экзикаты. Arnold: Lich. monac. exs. 416 — как *Calicium parietinum* Ach. (LE); Claudel, Harmand: Lich. gall. praecipici exs. 106 (H); Foriss: Lich. Bukkenses exs. 23 (BP, LE); Harmand: Lich. Gall. rarior. exs. 15 (H); Krypt. exs. Vindobon. 2859 (LE); Kufak: Lich. Bohemicae 556 (LE); Lojka: Lich. univers. 206 (LE); Nylander: Herb. lich. Paris 13 (H); Planta Graecenses 488 (LE); Räsänen: Lich. Fenn. exs. 149, 846 (LE); Sommerfelt: Plantae crypt. Norv. exs. 55 (H); Tibell: Cal. exs. 44 — как *Mycocalicium parietinum* (LE, UPS), 141 (LE); Zwackh-Holzhausen: Lich. exs. 513 — как *Calicium parietinum* f. *musciicola* Zwackh (LE).

Исследованные образцы. **Австрия.** Hallstatt, Keissler (LE). **Азербайджан.** Карабах, 1938, Бархалов (LE); Талыш, Астаринский р-н, Сым, 1987, Титов, n° 994 (LE), Ленкоранский р-н, Белясар, 1987, Титов, n° 965 (LE). **Белоруссия.** Могилевская обл., Оршанский р-н, 1909, Крейер (LE). **Болгария.** Cepelarska planina: in monte Karlag dag, pr. Pasmakii, 1929, Szatala (BP). **Босния и Герцеговина.** Hercegovinae, 1918, Szatala (BP). **Венгрия.** Pagum Omassa, montis Magasko, 1937, Foriss (BP); Montium Bukk, 1925, Foriss (BP); Putnok, Forrasvoigy, Halasto, 1952, Gyelnik (BP); Meves, Vesszos puszta, 1912, Foriss (BP); Jalgotarjan, 1879, Haszlinzsky (BP); Bukk, Belapatfalva, 1933, Foriss (BP). **Германия.** München, Forstenrider park, 1895, Arnold (LE). **Грузия.** 1885, Lojka, n° 162 (LE); Боржомский р-н, Тадзиси, 1983, Титов, n° 1374, 1389 (LE); Абхазия, Гудаутский р-н, Рица, 1988, Титов, n° 1479, 1579, 1758, 2806 (LE); Аджария, Кобулетский р-н, Кинтришский з-к, 1988, Титов, n° 6648 (LE). **Италия.** Calabria, Aspromonte, 1989, Puntillo (LE). **Канада.** Quebec, Pontiac Co., 1970, Brodo, n° 16768 (LE). **Китай.** Гирин, заповедник Чангбайшан, 1984, Титов, n° 6442 (LE); Сычуань, Тибетский авт. округ, гора Гонгта, 1988, Титов, n° 6636 (LE, L-HMAS), 1999, Титов, n° 6979 (LE). **Россия.** *Европейская часть:* Кольский полуостров, Мурманская область, Печенгский р-н, пос. Луостари, 1981, Титов, n° 235, 244, 129 (LE); Архангельская обл., 1891, Kihlman, n° 73, 84, 155 (H); Карелия, Лоухский р-н, остров Средний, 2002, Титов, n° 7025 (LE), Гимельбрант (LECB); Ленинградская обл., Приозерский р-н, 2004, Лебедева (LE), Лодейнопольский р-н, Нижне-Свирский заповедник, 1989, Титов (LE), Лужский р-н, 1900, Еленкин (LE), Тосненский р-н, 1980, Титов, n° 115, 135 (LE); Псковская обл., Струго-Краснинский р-н, пос. Творожково, 1981, Титов, n° 738 (LE); Новгородская обл., Валдайский р-н, 2003, Катаева (LE); Нижегородская обл., Ветлужский р-н, 1999, Шарапова (LE); Смоленская обл., 1915, Томин (LE); Татарстан, Бавлинский р-н, 1978, Малышева (LE); Курская обл., 1906, Кашменский (LE); Воронежская обл., 1999, Мучник (VOR). *Северный Кавказ:* Краснодарский край, Адыгейская АО, Апшеронский р-н, Камышанова поляна, 1982, Титов, n° 451, 481, 487 (LE), 1982, Криворотов (КВАИ), Майкопский р-н, Гузерипль, плато Абаго, 1993, Титов, n° 2446 (LE); Чечено-Ингушетия, Назрановский р-н, 1981, Закутнова (LE). *Сибирь:* Таймыр, плато Путорана, оз. Капчук, 1982, Титов, n° 392, 393, 402 (LE); Тюменская обл., Тобольск, 1876, Brenner (LE); Саяны, Саяно-Шушенский заповедник, 1984, Титов, n° 1165, 1168 (LE); Иркутская обл., пос. Лиственничное, 1902, Lonnholm, n° 161 (H), Байкальский заповедник, 1983, Титов, n° 649, 655, 694 (LE); Бурятия, Баргузинский заповедник, 1983, Титов, n° 796, 799 (LE). *Дальний Восток:* Хабаровский край, Верхне-Буреинский р-н, Буреинский заповедник, 1990, Титов, n° 3607, 3687, 3701, 3711, 3718, 3730 (LE), Микулин (VLA), Хабаровский р-н, Большехецирский заповедник, 1990, Титов, n° 3512 (LE); Приморский край, Лазовский р-н, Лазовский заповедник, 1990, Титов, n° 3867, 3871, 3872, 4227, 4246, 4252, 4253, 4311, 4313, 4315, 4318, 4321, 4322, 4323, 4328, 4342, 4343, 4356, 4361, 4365, 4366, 4368, 4419 (LE), Уссурийский р-н, Уссурийский заповедник, 1984, Титов, n° 459 (LE), 1990, Титов, n° 3944, 3395 (LE), Хасанский р-н, заповедник «Кедровая падь», 1984, Титов, n° 512

(LE), 1990, Титов, n° 3696 (LE); Сахалинская обл., о. Сахалин, Поронайский р-н, Поронайский заповедник, 1996, Титов, n° 6212 (LE), о. Итуруп, 1996, Титов, n° 6177 (LE), о. Кунашир, 1989, Титов, n° 2778, 2783, (LE); Камчатка, Козыревский р-н, Козыревск, 1984, Титов, n° 1437 (LE), Кроноцкий заповедник, 1983, Микулин (VLA), Усть-Большерецкий р-н, 2002, Гимельбрант (LECB). **Румыния.** Prahova, Bucegi, 1937, Cretzoiu (LE). **США.** Iowa, Fayette Co., 1896, Fink (LE); Florida, Orange Co., 1977, Tibell (LE); Florida, Mahogany Hammock, 1982, Crane, n° 43490 (LE). **Украина.** Харьковская обл., Харьков, 1894, Пенго, n° 96 (LE); Крым, Алуштинский р-н, Крымское заповедно-охотничье хозяйство, 1959, Копачевская (KW), 1961, Ромс (KW), 1989, Титов, n° 2050, 2158, 2154, 2160, 2170, 2175, 2794, 2799, 2802 (LE), Бахчисарайский р-н, 1990, Кондратюк (KW). **Финляндия.** Tavastia borealis, 1863, Norrlin (LE); Kuusamo, oulankajoki, 1939, Laurila (LE); Savonia borealis, 1947, Huuskonen (LE). **Франция.** Fontainebleau (Nyl. Herb. lich. Paris 13). **Чехия.** Krkonose, 1923, Kufak (LE). **Швеция.** Lule Lappmark, 1977, Tibell, n° 6919 (UPS).

8. *Mycocalicium victoriae* (C. Knight ex F. Wilson) Nadv., Ann. Mycol. 40: 138 (1942b).

Базиним: *Calicium victoriae* C. Knight ex F. Wilson, Victorian Naturalist, 6: 64 (1889).

Т и п : Австралия, «Victoria, Warrnambool. On dead decorticated tree», 1885, Wilson (NSW: лектотип, предложен Tibell, 1987b — non vidi).

Синонимы: *Mycocalicium victoriae* (C. Knight ex F. Wilson) Tibell, Beih. Nova Hedwigia, 79: 672 (1984).

Апотеции 0.5–1.0 мм выс., черные, без налета. Головки апотециев линзовидные, часто бесформенные, 0.2–0.3 мм в диам., молодые апотеции иногда с загнутым внутрь краем. Эпитеций тонкий, коричневый. Гимений светлый. Гипотеций 50–70 мкм выс., светлый с зеленоватым оттенком. Эксципул хорошо развит, 30–50 мкм толщ., красновато-коричневый в наружных слоях и гиалиновый во внутренних, состоит из изодиаметрических клеток. Ножки апотециев прямые, 0.06–0.08 мм в диам., черные, блестящие. Ножка состоит из беспорядочно переплетенных, периклиально ориентированных красновато-коричневых гиф, более светлых в центральной части. Ножка и эксципул содержат гранулы красного пигмента, который при действии К растворяется, при этом ножка сильно разбухает и все содержащее пигмент части апотеция становятся фиолетово-красными, под воздействием Н красноватый оттенок интенсифицируется. Сумки относительно длинные, 50–55 × 4.5–5 мкм, цилиндрические. Апикальное утолщение зрелых сумок имеет узкий канал, полузрелые сумки с однообразно утолщенным апексом около 2 мкм выс. Споры расположены в сумках в 1 ряд, наклонно ориентированы, одноклеточные, эллипсоидные или веретеновидные, темно-коричневые, 9–10 × 4–4.5 мкм. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая.

Иллюстрации: Tibell (1987b); рис. 84 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется черными апотециями на сравнительно толстых ножках, темно-коричневыми крупными одноклеточными спорами с гладкой оболочкой и наличием пигмента в ножке, дающего реакцию с К. Близок к *M. americanum* и *M. ravenellii*, оба вида имеют аналогичную реакцию

с *K.* Однако *M. ravenellii* отличается наличием желтовато-зеленоватого налета на поверхности эксципула, а *M. americanum* — более мелкими апотециями с очень сильно загнутым внутрь краем. *M. subtile* и *M. albonigrum* отличаются более мелкими спорами и отсутствием красного пигмента.

Экология и распространение. Сапрофит на древесине. Встречается на древесине *Eucalyptus*, *Casuarina* и неидентифицированных пород деревьев. Высота: 150–550 м над ур. м. Описан из Австралии, где широко распространен (Wilson, 1889, 1891; Nádvorník, 1942b; Tibell, 1987b), одно местонахождение известно из Новой Зеландии (Tibell, 1987b), недавно был обнаружен в Макаронезии (Hernandez, 1992; Sarrion et al., 1993) и Японии (Tibell, Thor, 2003).

Исследованные образцы. **Греция.** Montes Olympos: in valle Xerri Lakki, ca. 700–1200 m, ad lignum, 1934, Szatala (BP).

Род 3. PHAEOCALICIUM A.F.W. Schmidt

Mitt. Staatsinst. Allg. Bot. Hamburg, 13: 128 (1970b)

Т и п : *Phaeocalicium praecedens* (Nyl.) A.F.W. Schmidt, Mitt. Staatsinst. Allg. Bot. Hamburg, 13: 131 (1970b). — *Calicium praecedens* Nyl., Flora, 50: 370 (1867a).

Литература: Schmidt (1970b), Tibell (1984b, 1996b, 1999), Титов (1986a, 1998a), Титов, Давыдов, Урбанавичене (2002).

Сапрофиты или паразиты на коре лиственных, реже хвойных деревьев, иногда на плодовых телах грибов. Собственное лишенизированное слоевище не образуется, фотобионт отсутствует. Апотеции черные, на ножках, иногда светлых у основания. Головки апотециев от обратнойцевидных до линзовидных. Эксципул относительно хорошо развит, обычно состоит из коричневых, периклинально ориентированных гиф, у многих видов строение эксципула специфично и является важным видовым признаком. Ножка состоит из периклинально ориентированных, коричневых или зеленоватых гиф. Сумки цилиндрические, 70–150 мкм дл., образуются из аскогенных гиф через стадию крючка. Сумки имеют гомогенное апикальное утолщение, иногда пронизанное коротким каналом. Споры от одно- до 7-клеточных, 10–25 × 4–8 мкм, эллипсоидные с закругленными концами или веретеновидные, от бесцветных до темно-коричневых, гладкие или с бородавчатым орнаментом.

Анаморфы неизвестны.

Вторичных лишайниковых веществ не обнаружено. Плодовые тела некоторых видов содержат аморфные и кристаллические пигменты, способные менять цвет при изменении pH среды, и таким образом дают цветные реакции с КОН и HNO₃.

Виды рода *Phaeocalicium* встречаются на коре и живых тонких веточках лиственных, реже хвойных деревьев, иногда на плодовых телах грибов, в большинстве случаев во влажных и затененных местообитаниях. В настоящее время в мире известны 20 видов рода, которые широко распространены на территории лесной зоны Голарктики в холодно-умеренных областях, и только 2 вида встре-

чаются за ее пределами. *P. betulinum* (Nyl.) Tibell, *P. compressulum* (Nyl. ex Szatala) A.F.W. Schmidt, *P. flabelliforme* Tibell, *P. interruptum* (Nyl.) Tibell, *P. polyporaenum* (Nyl.) Tibell, *P. populneum* (Brond. ex Duby) A.F.W. Schmidt, *P. praecedens* (Nyl.) A.F.W. Schmidt и *P. tremulicola* (Norrl. ex Nyl.) Tibell циркумполярно распространены в Голарктике, *P. boreale* Tibell имеет евро-азиатское распространение, *P. ornicolum* (Steiner ex Zahlbr.) Titov известен только из Европы, *P. cercocarpicola* E.B. Peterson et Titov, *P. curtisii* (Tuck.) Tibell, *P. matthewsianum* Selva et Tibell и *P. minutissimum* (Merrill) Selva не обнаружены за пределами Северной Америки, *P. pinaceum* Titov встречается в Сибири и на Дальнем Востоке, *P. ahtii* (Titov et Baibulat.) Titov — в аридных регионах Центральной Азии, *P. tibeticum* Titov и *P. gracile* Titov — в Восточном Тибете, *P. asciiforme* Tibell эндемичен для Новой Зеландии, *P. fuegensis* Tibell известен только из Южной Америки.

Ключ для определения известных в мире видов рода *Phaeocalicium*
(знаком «*» отмечены виды, не обнаруженные в Голарктике)

1. Споры одноклеточные 2.
- Споры 2–7-клеточные 6.
2. Головки апотециев сжаты до толщины ножки 3.
- Головки апотециев не сжаты, от сферических до линзовидных и бесформенных 4.
3. Ножки у основания светлые, споры с гладкой оболочкой, эксципул состоит из изодиаметрических клеток; на *Betula* *P. betulinum*.
- Ножки черные или темно-коричневые, споры орнаментированы, эксципул состоит из периклинально направленных гиф; на *Alnus* *P. compressulum*.
- 4 (2). Край эксципула сильно утолщен, что придает апотециям колокольчатую форму; на *Betula* и *Salix* *P. interruptum*.
- Край эксципула не утолщен; на *Populus* и *Fraxinus* 5.
5. На *Populus*; апотеции 0.5–0.8 мм выс., сумки 60–70 мкм дл., споры 10–13 мкм дл.; циркумполярно в бореальной зоне Голарктики *P. praecedens*.
- На *Fraxinus*; апотеции 0.2–0.3 мм выс., сумки 60–70 мкм дл., споры 10–12 мкм дл.; в Европе *P. ornicolum*.
- 6 (1). На плодовых телах *Polyporales*; споры 2-клеточные, бесцветные *P. polyporaenum*.
- На других субстратах; споры 2–7-клеточные, коричневые 7.
7. Головки апотециев сжаты до толщины ножки 8.
- Головки апотециев не сжаты, от субсферических до линзовидных, обратноконусовидных и бесформенных 11.
8. Споры 2-клеточные 9.
- Споры 4-клеточные 10.

9. Апотеции 0.25–0.3 мм выс., сумки 75–95 мкм дл., споры 12–14 мкм дл.; на *Betula*, циркумполярно распространен в бореальной зоне Голарктики *P. flabelliforme*.
- Апотеции 0.4–0.5 мм выс., сумки 78–89 мкм дл., споры 12–15 мкм дл.; на *Coprosma*, в Новой Зеландии *P. asciiforme**.
10. Апотеции 0.3–0.5 мм выс., сумки 80–100 мкм дл., споры 12–17 мкм дл.; на *Betula* и *Sorbus*, на северо-западе Сев. Америки *P. matthewsianum*.
- Апотеции 0.7–0.9 мм выс., сумки 130–160 мкм дл., споры 17–20 мкм дл.; на *Nothofagus*, в умеренной зоне Южн. Америки *P. fuegensis**.
- 11 (7). Сумки 100–160 мкм дл., споры 4–7-клеточные, 18–30 мкм дл. 12.
- Сумки до 100 мкм дл., споры 2–4-клеточные, 10–20 мкм дл. 13.
12. Апотеции 0.7–0.9 мм выс., сумки 120–160 мкм дл., споры 4–7-клеточные, 20–30 мкм дл., с орнаментом в виде беспорядочно расположенных борозд; на *Lonicera*, в аридных регионах Центральной Азии *P. ahtii*.
- Апотеции 0.6–0.8 мм выс., сумки 100–120 мкм дл., споры 4-клеточные, 18–24 мкм дл., с орнаментом в виде продольных борозд и гребней; на *Cercocarpus*, в аридных регионах Сев. Америки *P. cercocarpicola*.
13. На тонких веточках *Pinus*; апотеции 0.2–0.4 мм выс., сумки 60–75 мкм дл., споры 2-клеточные, 8–13 мкм дл.; в Сибири и на Дальнем Востоке *P. pinaceum*.
- На лиственных породах 14.
14. Край эксципула сильно утолщен, что придает апотециям колокольчатую форму, апотеции 0.3–0.4 мм выс., сумки 55–60 мкм дл., споры 10–12 мкм дл.; на тонких веточках лиственных пород, в бореальной зоне Голарктики *P. interruptum*.
- Край эксципула не утолщен 15.
15. Эксципул и ножка на срезе с красновато-коричневым оттенком, при действии К ножка становится красновато-серой, в бореальной зоне Евразии *P. boreale*.
- Эксципул и ножка на срезе светло-коричневые или зеленоватые, К— 16.
16. Споры 2–4-клеточные, эксципул состоит из изодиаметрических клеток ... 17.
- Споры 2-клеточные, эксципул состоит из периклиально ориентированных гиф 18.
17. На *Quercus*; перегородка спор менее контрастная, чем оболочка *P. minutissimum*.
- На *Populus*; перегородка спор такой же контрастности, как оболочка *P. tremulicola*.
18. Споры с орнаментом, хорошо различимым под световым микроскопом, гипотеций зеленовато-серый; известен из восточного Тибета *P. tibeticum*.
- Оболочка спор гладкая, гипотеций коричневый 19.

19. Апотеции до 2.5 мм выс., на тонких, извилистых, иногда разветвленных, оливково-коричневых ножках; известен из восточного Тибета *P. gracile*.
- Апотеции до 1 мм выс., на прямых или слегка изогнутых, черных или коричневых у основания ножках 20.
20. Апотеции 0.6–0.9 мм выс., ножка снаружи окружена слоем желатинизированных клеток, сумки цилиндрические, 70–80 мкм дл., споры 10–14 мкм дл.; на *Populus*, циркумполярно распространен в лесной зоне Голарктики *P. populneum*.
- Апотеции 0.7–0.9 мм выс., ножка без чехла из желатинизированных клеток, сумки цилиндрические или булабовидные, 70–100 мкм дл., споры 11–14 мкм дл.; на *Rhus typhina*, на северо-востоке Сев. Америки *P. curtisii*.

1. **Phaeocalicium ahtii** (Titov et Baibulat.) Titov in Wei et Titov, Новости сист. низш. раст. 34: 107 (2001).

Базионим: *Stenocybe ahtii* Titov et Baibulat. in Titov, Acta Bot. Fenn. 150: 197 (1994).

Т и п : Киргизия, Западный Тянь-Шань, около 2000 м над ур. м., долина реки Ала-Арча, на веточках *Lonicera* sp., 1992, Байбулатова (LE: голотип; BRA, FRU, H, M, UMFK, OSC, UPS: изотипы).

Апотеции средних размеров, (0.5) 0.7–0.9 (1.0) мм выс. Ножки апотециев прямые, (0.05) 0.06–0.08 (0.1) мм в диам., черные или коричневые, у основания часто светлые. Головки апотециев обратноконические, черные, (0.1) 0.15–0.25 (0.3) мм в диам. Эпитеций 15–20 мкм толщ. Гипотеций содержит многочисленные масляные включения. Эксципул развивается как продолжение наружных слоев ножки, 7–10 мкм толщ. Эксципул состоит из 1 слоя светлых, удлиненных клеток, расположенных антиклиально по отношению к поверхности головки апотециев. Центральная часть ножки состоит из темных переплетенных гиф, ориентированных в основном периклиально, особенно в верхней части ножки. Наружные слои ножки состоят из светлых, толстостенных клеток. Сумки (120) 130–150 (160) × (5) 6–7 (8) мкм, цилиндрические, споры расположены в 1 ряд. Апикальное утолщение сумок имеет канал, сохраняющийся как у полужелтых, так и у зрелых сумок. Споры 4–7-клеточные, эллипсоидные, темно-коричневые, (20) 24–26 (30) × (4) 6–8 (10) мкм. Поверхность зрелых спор с орнаментом в виде беспорядочно расположенных борозд, хорошо различимых под световым микроскопом.

Иллюстрации: Titov (1994); рис. 85 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется 4-7-клеточными коричневыми спорами с хорошо различимым под световым микроскопом орнаментом, строением эксципула, наличием канала в апикальном утолщении сумок и обитанием на *Lonicera* spp.

Экология и распространение. Сапрофит или паразит на коре и тонких веточках *Lonicera* spp., встречается в зарослях *Lonicera* по берегам рек, в еловых лесах и арчовниках, часто в открытых и хорошо освещенных местообитаниях на

склонах гор в аридной зоне. Высота 1000–1800 м над ур. м. Известен только из Центральной Азии. Первоначально описан с Западного Тянь-Шаня (Titov, 1994), позднее был обнаружен на территории Восточного Тянь-Шаня в Синьцзяне (Вэй, Титов, 2001), где является широко распространенным видом. Ошибочно отмечен Титовым (1998б) для Алтая, где, однако, был позднее обнаружен Давыдовым (Титов, Давыдов, Урбанавичене, 2002).

Исследованные образцы. **Киргизия.** Голотип (FRU), изотип (LE). **Китай.** Синьцзян, 1998, Титов, n° 6535, 6536 (LE, UPS). **Россия.** Сибирь: Республика Алтай, Усть-Коксинский р-н, Катунский хр., 2000, Давыдов, n° 3345 (LE, SSBG).

2. ***Phaeocalicium betulinum*** (Nyl.) Tibell, Ann. Bot. Fenn. 28: 118 (1991b).

Базионим: *Calicium pallescens* f. *betulinum* Nyl., Flora, 50: 370 (1867a).

Т и п : Финляндия, «Tavastia australis, Asikkala», 1866, Norrlin (H-Nyl: лектотип, предложен Tibell, 1991b).

Синонимы:

Calicium betulinum (Nyl.) Zahlbr., Cat. Lich. Univ. 8: 158 (1932).

Calicium subtile var. *pallescens* f. *betulinum* Zahlbr., Cat. Lich. Univ. 1: 629 (1922).

Взрослые апотеции мелкие, (0.25) 0.32–0.38 (0.42) мм выс., черные, без налета, на светлых у основания ножках. Головки апотециев обратноконические, сжатые в одной плоскости, (0.07) 0.08–0.10 (0.14) мм шир. Эпитеций 5–10 мкм толщ., коричневатый. Гимений светлый. Гипотеций 60–80 мкм выс., гиалиновый, состоит из беспорядочно переплетенных и разветвленных гиф около 2 мкм толщ. Эксципул 10–12 мкм толщ., коричневатый, состоит из двух слоев. Наружный слой эксципула образован слоем изодиаметрических клеток около 2 мкм в диам., внутренняя часть эксципула сформирована 2–4 слоями периклиально ориентированных гиф около 1.5 мкм в диам. Ножки апотециев прямые, (0.04) 0.04–0.05 (0.06) мм в диам., от черных до оливково- и светло-коричневых, блестящие. Ножки состоят из слегка переплетенных светло-коричневых или зеленоватых гиф, в основном периклиально ориентированных. Снаружи ножка окружена слоем желатинизированных клеток около 5 мкм толщ. Все части апотециев К–, Н–. Сумки (45.0) 54.6–64.2 (70.0) × (3.5) 3.8–4.6 (5.5) мкм, цилиндрические. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклиально или слегка наклонно ориентированы, одноклеточные, эллипсоидные, светло-коричневые, (8.0) 9.8–12.6 (14.0) × (4.0) 4.2–4.8 (5.5) мкм. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая, под СЭМ различим слабо развитый орнамент в виде почти незаметных продольных борозд.

Иллюстрации: Tibell (1996a); рис. 86 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется мелкими апотециями со сплюснутыми головками и светлыми оливковыми ножками, одноклеточными гладкими спорами и обитанием на *Betula* spp. Внешне напоминает *P. compressulum*. Оба вида имеют одноклеточные споры и сплюснутые головки апотециев, однако *P. compressulum* отличается более темными орнаментированными спора-

ми, отсутствием изодиаметрических клеток в эксципуле и обитанием на *Alnus* spp. *P. flabelliforme*, также характеризующийся сплюснутыми головками и обитанием на *Betula* spp., отличается 2-клеточными спорами.

Экология и распространение. Сапрофит или паразит на коре и тонких веточках *Betula* spp. во влажных и затененных местообитаниях. Высота 0–1700 м над ур. м. Редкий вид, в Европе известен лишь из Скандинавии (Nylander, 1867a; Vainio, 1927; Tibell, 1996a, 1999; Berglund et al., 2004), однако в последнее время обнаружен в Северной Америке (Selva, Tibell, 1999), Китае (Вэй, Титов, 2001), Сибири (Титов, Давыдов, Урбанавичене, 2002) и на Камчатке (Нешатаева, Гимельбрант, Кузнецова, Чернядьева, 2002; Titov, Himelbrant, Kuznetsova, 2004).

Исследованные экзикаты. Tibell: Cal. exs. 219 (LE).

Исследованные образцы. **Китай.** Гирин, заповедник Чангбайшан, 1994, Титов, n° 6220 (LE). **Россия.** Дальний Восток: Хабаровский край, Верхне-Буреинский р-н, Буреинский заповедник, 1990, Титов, n° 3176, 3450, 3467 (LE); Камчатка, Усть-Большерецкий р-н, 2002, Гимельбрант (LECB). **США.** Maine, Trout Brook Township, 1977, Tibell, n° 21524 (UPS). **Финляндия.** Лектотип (H-Nyl).

3. ***Phaeocalicium boreale*** Tibell, Ann. Bot. Fenn. 33: 208 (1996a).

Т и п : Швеция, «Torne Lappmark, Jukkasjärvi par., 3.5 km SW of Abisko», 1989, Tibell (UPS: голотип).

Взрослые апотеции мелкие, 0.35–0.40 мм выс., черные или оливковые, без налета, блестящие. Головки апотециев обратноконические, 0.12–0.23 мм в диам. Эпитеций 5–10 мкм толщ., красновато-коричневый. Гимений светлый. Гипотеций 50–60 мкм выс., светло-коричневый, состоит из беспорядочно переплетенных и разветвленных тонкостенных гиф. Эксципул 10–14 мкм толщ., желтовато- или красновато-коричневый, состоит из 2–4 слоев изодиаметрических или неопределенной формы, толстостенных, склеротизированных клеток около 2–3 мкм в диам. Ножки апотециев прямые, 0.04–0.07 мм в диам., от черных до оливковых, блестящие. Ножки состоят из слегка переплетенных светло-фиолетово-красноватых гиф, в основном периклиально ориентированных. Снаружи ножка окружена гиалиновым чехлом около 5 мкм толщ., состоящим из желатинизированных клеток. При действии К красноватый цвет эпитеция, эксципула и ножки интенсифицируется, ножка становится серовато-фиолетовой. Сумки 60–75 × 5–6 мкм, цилиндрические, с сильно утолщенным апексом. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклиально или слегка наклонно ориентированы, 2-клеточные, иногда 3–4-клеточные, эллипсоидные, светло-коричневые, 12–14 × 5–6 мкм. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая, под СЭМ различим слабо развитый орнамент.

Иллюстрации: Tibell (1996a); рис. 87 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется 2–4-клеточными гладкими спорами, красновато-коричневым эксципулом, состоящим из изодиаметрических, толстостенных, склеротизированных клеток, реакцией тканей ножки с К и сильно утолщенным апексом сумок.

Экология и распространение. Сапрофит или паразит на коре и тонких веточках лиственных деревьев во влажных и затененных местообитаниях. Был собран на *Alnus incana*, *Betula* sp., *Salix* spp. и *Ribes spicatum*. Высота 0–500 м над ур. м. Известен из Скандинавии (Tibell, 1996a, 1999), найден также на Камчатке (Титов, Давыдов, Урбанавичене, 2002; Titov, Himelbrant, Kuznetsova, 2004).

Исследованные эксикаты. Räsänen: Lich. Fenn. exs. 685 (H); Tibell: Cal. exs. 247 (LE).

Исследованные образцы. **Норвегия.** Finmark, Tanen, 1857, Th.M. Fries (UPS). **Россия.** Европейская часть: Карелия, Hassersokka, 1938, Laurila (H). Дальний Восток: Камчатка, Быстринский р-н, окр. Эссо, 2003, Кузнецова (LECB); Козыревский р-н, Козыревск, 1984, Титов, n° 1401 (LE, UPS). **Швеция.** Torne Lappmark, Jukkasjärvi par., 2 km S of Abisko, 1986, Tibell, n° 16355 (LE, UPS); голотип (UPS).

4. *Phaeocalicium cercocarpicola* E.B. Peterson et Titov (в печати).

Т и п : США, «Nevada, Elko Co., Rubi Mts, Lower Lamoile Canyon», 2001, Peterson, n° 3561 (OSC: голотип; LE: изотип).

Апотеции средних размеров, (0.5) 0.6–0.8 (1.0) мм выс. Ножки апотециев прямые, (0.05) 0.06–0.08 (0.1) мм в диам., черные или коричневые у основания. Головки апотециев от обратноконических до полусферических и субсферических, черные, (0.1) 0.15–0.25 (0.3) мм в диам. Эпитеций 5–8 мкм толщ., темно-коричневый. Гипотеций около 50 мкм выс., светло-коричневый, состоит из беспорядочно переплетенных и разветвленных тонкостенных гиф. Эксципул развивается как продолжение наружных слоев ножки. Эксципул 8–10 мкм толщ., темно-коричневый, снаружи образован цилиндрическими, склеротизированными клетками около 2–3 мкм в диам., внутренний слой эксципула состоит из периклиально ориентированных, более светлых гиф. Ножка состоит из коричневых переплетенных гиф, ориентированных в основном периклиально, снаружи покрыта слоем цилиндрических, склеротизированных клеток. Сумки (100) 110–120 (120) × (6) 8–9 (10) мкм, цилиндрические, с гомогенным апикальным утолщением около 8 мкм в диам. Споры расположены в 1 ряд, 4-клеточные, широкоэллипсоидные, темно-коричневые, (18) 20–24 (24) × (8) 8–9 (10) мкм. Поверхность зрелых спор под световым микроскопом гладкая, под СЭМ хорошо различим орнамент в виде продольных борозд и гребней.

Иллюстрации: рис. 88 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется черными апотециями с крупными субсферическими головками на относительно тонких ножках, 4-клеточными широкоэллипсоидными темно-коричневыми спорами, строением эксципула и обитанием на *Cercocarpus ledifolius*.

Экология и распространение. Сапрофит или паразит на коре и тонких веточках *Cercocarpus ledifolius*, встречается в аридных условиях. Известен из штатов Орегон и Невада в США.

Исследованные образцы. США. Изотип (LE).

5. *Phaeocalicium compressulum* (Nyl. ex Szatala) A.F.W. Schmidt, Mitt. Staatsinst. Allg. Bot. Hamburg, 13: 130 (1970b).

Базиним: *Mycocalicium compressulum* Nyl. ex Szatala, Magyar Bot. Lapok, 29: 63 (1930).

Т и п : Болгария, «Rila planina, in valle flum. Levi Iskaer, alt. ca. 1500–2000 m, supra ram. Alni viridi», 1927, Magnusson (UPS: синтип).

Синонимы: *Calicium praecedens* var. *compressulum* (Nyl. ex Szatala) Zahlbr., Cat. Lich. Univ. 8: (1932). — *Mycocalicium praecedens* var. *compressula* Nyl. ex Vain., Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. 57, 1: 85 (1927) — nomen nudum.

Взрослые апотеции мелкие, (0.25) 0.31–0.39 (0.5) мм выс., черные, без налета, на черных или коричневых у основания ножках. Головки апотециев обратноконические, сжатые в одной плоскости, (0.07) 0.08–0.10 (0.15) мм шир. Эпитеций 5–10 мкм толщ., коричневый. Гимений светлый. Гипотеций 50–60 мкм выс., гиалиновый, состоит из изодиаметрических клеток. Эксципул 10–16 мкм толщ., коричневый, состоит из периклиально ориентированных гиф 2–3 мкм толщ. Ножки апотециев прямые, (0.04) 0.04–0.05 (0.06) мм в диам., от черных до коричневых, блестящие. Ножки состоят из слегка переплетенных светло-коричневых, в основном периклиально ориентированных гиф. Снаружи ножка окружена слоем желатинизированных клеток около 6 мкм толщ. Все части апотециев К–, Н–. Сумки (50.0) 60.6–68.8 (75.0) × (4.0) 4.2–4.8 (5.8) мкм, цилиндрические. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклиально или слегка наклонно ориентированы, одноклеточные, эллипсоидные, светло-коричневые, (8.0) 10.2–12.8 (13.0) × (4.0) 4.2–4.6 (5.0) мкм. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая, под СЭМ различим орнамент в виде округлых или эллипсоидных структур.

Иллюстрации: Титов (1986a); рис. 89 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется мелкими апотециями со сплюснутыми головками и темными ножками, одноклеточными орнаментированными спорами и обитанием на *Alnus* spp. *P. compressulum* внешне напоминает *P. betulinum*. Оба вида имеют одноклеточные споры и сплюснутые головки апотециев, однако *P. compressulum* отличается более темными орнаментированными спорами, отсутствием изодиаметрических клеток в эксципуле и обитанием на *Alnus* spp.

Экология и распространение. Сапрофит или паразит на коре и тонких веточках *Alnus* spp., во влажных местообитаниях, часто на границе леса в Гипоарктике и горах. Высота 400–2000 м над ур. м. Отмечен для Скандинавии (Berglund et al., 2004), Центральной и Южной Европы (Magnus, 1905; Szatala, 1926, 1930; Vainio, 1927; Nádvorník, 1935, 1940; Servít, Nádvorník, 1935; Окснер, 19566; Макаревич, 1963; Железова, 1964; Tibell, 1996a, 1999), Северной Америки и Гренландии (Tibell, 1975, 1999; Thomson, 1984; Esslinger, Egan, 1995; Selva, Tibell, 1999), России (Титов, 1984a, 1985b, 1990a; Макарова, Катенин, 1983; Херманссон, 1997; Урбанавичене, 1998; Добрыш, 1999; Воронюк, Макрый, 2002; Titov, Himelbrant, Kuznetsova, 2004) и провинции Гиринь Китая (Вэй, Титов, 2001).

Исследованные эксикаты. Arnold: Lich. exs. 474 — как *Calicium praecedens* (BRA); Kerner: Fl. Austr.-Hung. exs. 1554 — как *Calicium praecedens* (BP, LE); Zahlbruckner: Krypt.

exs. 1221 — как *Calicium praecedens* (BP, LE); Lich. groenland. exs. 222 (BP, LE); Plantae graecenses 495 (LE, WA); Rehm.: Ascomyc. 1316 — как *Calicium praecedens* (BP, LE); Tibell: Cal. exs. 22, 142 (LE, UPS); Triebel: Microfungi exs. 9 (LE); Vězda: Lich. sel. exs. 1178 — как *Mycocalicium compressulum* (LE, KRAM-L).

Исследованные образцы. **Австрия.** Tirolia, Waldrast, Schuler (BP, LE), 1973, Vitikainen, n° 8849 (H); Stiria, montes Koralle, 1973, Poelt (LE); Nedere Tauern, Steiermark, 1990, Hafellner (LE). **Болгария.** Rila planina, 1929, Szatala (BP). **Германия.** Bei Oberwossen in bayerischen Voralpen, 1900, Rehm (BP, LE). **Дания.** Гренландия, Gonthabsfjord, Igdlorsuit, 1976, Alstrup (BP, LE, UPS, WA). **Италия.** Tirolia australis, Predazzo, 1884, Lojka (LE); Veneto, Belluno, 2005, Thor, n° 19454 (UPS). **Канада.** British Columbia, Glacier National park, 1972, Tibell, n° 4980 (H, LE, UPS). **Китай.** Гирин, заповедник Чангбайшан, 1994, Титов, n°n° 6199, 6213 (LE, L-HMAS). **Россия.** Европейская часть: Республика Коми, Троицко-Печорский р-н, 1993, Херманссон, n° 12488 (UPS). Сибирь: Таймыр, плато Путорана, оз. Капчук, 1982, Титов, n°n° 317, 390, 394 (LE); Саяны, Саяно-Шушенский заповедник, 1984, Титов, n° 1158 (LE); Иркутская обл., Байкальский заповедник, 1983, Титов, n°n° 623, 641, 651, 679 (LE), Слюдянка, 1983, Титов, n° 731 (LE), Северобайкальский р-н, Нижнеангарск, 2005, Харпухаева (UUN); Бурятия, Баргузинский заповедник, 1983, Титов, n°n° 530, 535, 551, 552, 596, 677 (LE). Дальний Восток: Хабаровский край, Верхне-Бурейнский р-н, Бурейнский заповедник, 1990, Титов, n° 3740 (LE), Лазовский р-н, Лазовский з-к, 1991, Титов, n° 4511 (LE); Чукотка, 1978, Катенин (LE); Сахалинская обл., о. Итуруп, 1996, Титов, n° 6178 (LE); Камчатка, Быстринский р-н, окр. Эссо, 2003, Кузнецова (LECB). **США.** Michigan, Keweenaw Co., 1972, Tibell, n° 4659 (UPS). **Украина.** Закарпатская обл., Polonina runa, 1918, Szatala (BP). **Швейцария.** Kani, Graubünden, 1948, Degelius (UPS). **Япония.** Hokkaido, Kitami, Rishiri-to Islans, 1995, Thor, n° 13950 (UPS).

6. *Phaeocalicium curtisii* (Tuck.) Tibell, Symb. Bot. Upsal. 21, 2: 58 (1975).

Базионим: *Calicium curtisii* Tuck., Amer. J. Sci. Arts, 2, 28: 201 (1859).

Т и п : США, «Massachusetts, Bergshire», 1856, Curtis (FH: лектотип, hoc loco).

Синонимы:

Mycocalicium curtisii (Tuck.) A. Schneid., Textbook Gen. Lich.: 112 (1897).

Calicium curtisii var. *splendidula* Merr., Bryologist, 12: 107 (1909). — Т и п.: США, «Maine, Rockland», 1909, Merrill (BP: синтип).

Взрослые апотеции средних размеров, 0.7–0.9 мм выс., черные, на оливковых или темно-коричневых ножках, блестящие, без налета. Головки апотециев от субсферических до линзовидных, 0.2–0.3 мм шир. Эпитеций 8–10 мкм толщ., коричневый, образован антиклинально ориентированными склеротизированными гифами. Гимений светлый. Гипотеций 40–50 мкм выс., коричневый, состоит из беспорядочно переплетенных, разветвленных, в основном периклинально ориентированных гиф. Эксципул 10–20 мкм толщ., коричневый, состоит из склеротизированных, периклинально ориентированных гиф. Ножки апотециев прямые или изогнутые, 0.05–0.06 мм в диам., от черных до оливково-коричневых, блестящие, состоят из слегка переплетенных светло-коричневых, в основном периклинально ориентированных гиф, без наружного слоя желатинизированных клеток. Сумки длинные, 70–100 × 4–6 мкм, цилиндрические, с сильно и однообразно утолщенным апексом. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклинально или

слегка наклонно ориентированы, 2-клеточные, со слабо пигментированной перегородкой, эллипсоидные, коричневые, 11–14 × 4–5 мкм. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая, под СЭМ различим слабо развитый орнамент.

Иллюстрации: рис. 90 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется 2-клеточными спорами со слабо пигментированной перегородкой, длинными сумками, отсутствием у ножек наружного слоя желатинизированных клеток и обитанием на *Rhus typhina*. Близок к *P. populneum*, однако последний отличается более короткими сумками, наличием гиалинового чехла вокруг ножки и обитанием на *Populus* spp.

Экология и распространение. Сапрофит или паразит на тонких веточках, реже коре *Rhus typhina*. Встречается во влажных и затененных местообитаниях. Известен только в борельно-умеренной зоне востока Северной Америки. Впервые описанный Tuckerman (1859), позднее упоминался также для этих регионов (Nylander, 1860; Trevisan, 1862; Hue, 1890; Hasse, 1915; Zahlbruckner, 1922; Fink, 1835; Tibell, 1975; Esslinger, Egan, 1995; Selva, Tibell, 1999).

Исследованные экзипаты. Lich. Can. exs. 141 (LE); Reliquiae Farlow. 458 — как *Calicium curtisii* (LE, UPS); Thomson: Lich. Wisc. exs. 13 — как *Calicium curtisii* (S, UPS).

Исследованные образцы. **Канада.** Ontario, Lanark County, 1971, Brodo, n° 18732 (LE); Ontario, Ottawa, 1972, Tibell, n° 4645 (UPS). **США.** Лектотип (FH); Virginia, Hot Springs, 1957, Curtis (FH); New Hampshire, Chocorua, 1907, Farlow (LE); Maine, Rockland, 1909, Merrill (BP); Michigan, Leelanau Co., 1987, Wetmore, n° 57412 (UPS); New York, Schuyler Co., 1973, Sherwood, n° 945 (UPS).

7. *Phaeocalicium flabelliforme* Tibell, Ann. Bot. Fenn. 33: 211 (1996a).

Т и п : Швеция, «Norrbotten, Korpilombolo par., 15 km SSE of Kainulaisjärvi», 1977, Tibell, n° 6820 (UPS: голотип).

Взрослые апотеции мелкие, 0.25–0.29 мм выс., черные или оливковые, без налета, блестящие. Головки апотециев обратноконические, у взрослых апотециев сильно сплюснены, 0.14–0.25 × 0.05–0.07 мм. Эпитеций 5–8 мкм толщ., красновато-коричневый. Гимений светлый. Гипотеций 50–60 мкм выс., гиалиновый, состоит из изодиаметрических тонкостенных гиф. Эксципул 10–13 мкм толщ., коричневый, состоит из 3–4 слоев периклинально направленных склеротизированных гиф около 2–3 мкм в диам. Ножки апотециев прямые, 0.03–0.04 мм в диам., от черных до оливковых, блестящие, состоят из слегка переплетенных коричневых, в основном периклинально ориентированных гиф. Снаружи ножка окружена гиалиновым чехлом около 5 мкм толщ., состоящим из желатинизированных клеток. Апотеции К–, Н–. Сумки 75–95 × 5–6 мкм, цилиндрические с сильно утолщенным апексом. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклинально или слегка наклонно ориентированы, 2-клеточные, иногда 3-клеточные, эллипсоидные, светло-коричневые, 12–14 × 5–6 мкм. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая, под СЭМ различим слабо развитый орнамент в виде эллипсоидных или округлых структур.

Иллюстрации: Tibell (1996a); рис. 91 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется мелкими апотециями со сплюснутыми головками и светлыми оливковыми ножками, 2-клеточными гладкими спорами и обитанием на *Betula* spp. *P. compressulum* и *P. betulinum* также имеют сплюснутые головки апотециев, однако отличаются одноклеточными спорами.

Экология и распространение. Сапрофит или паразит на тонких веточках *Betula* spp., в елово-березовых лесах по берегам рек. Редкий вид, известен только из нескольких местонахождений в Швеции (Tibell, 1996a, 1999; Berglund et al., 2004), Северной Америке (Selva, Tibell, 1999) и на Камчатке (Кузнецова, Гимельбрант, Титов, 2004; Titov, Kuznetsova, Himelbrant, 2004).

Исследованные образцы. **Россия.** Дальний Восток: Камчатка, Быстринский р-н, окр. Эссо, 2003, Кузнецова (LECB). **США.** Maine, Nesourdnahunk Township, 1997, Tibell, n° 21496 (UPS). **Швеция.** Голотип (UPS).

8. *Phaeocalicium gracile* Titov sp. nov.

Saprophyticum vel parasiticum in ramis Populi. Apothecia mediocra vel magna, 0.7–2.5 mm alta, stipitibus mediocribus vel longis et flexuosis. Capitula apotheciorum subsphaerica vel cylindrica, nigra, 0.08–0.15 mm diametro. Stipite apotheciorum 0.05–0.06 mm diametro, olivaceum vel brunneum ad nigrum e hyphis periclinalibus constans. Excipulum bene evolutum ut stipitis strata exteriora continuata, brunneum, 8–10 µm crassum, e hyphis periclinalibus constans. Asci magni, 80–100 × 4–6 µm, cylindrici, ascorum juvenalium incrassatio apicalis canale percursis. Sporae uniseptatae, ellipsoideae, pallide-viridulae, (10) 14–16 (20) × (3) 3–4 (4.4) µm, laeves. Apothecia H–, K–.

Т и п : Китай, Сычуань, Тибетский автономный округ, около пос. Жимей, западный склон горы Гонгта, около 3000 м н.у.м., в смешанном лесу, на коре и тонких веточках *Populus* sp. во влажном и затененном местообитании, 1999, Титов, n° 6680 (LE: голотип).

Взрослые апотеции от среднего размера до крупных, 0.7–2.5 мм выс., черные, на оливково-коричневых или черных, часто извилистых ножках, блестящие, без налета. Головки апотециев от субсферических до цилиндрических, 0.08–0.15 мм шир. Эпитеций 8–15 мкм толщ., коричневый. Гимений и гипотеций светлые. Эксципул 8–10 мкм толщ., коричневый, образован как продолжение наружных слоев ножки, состоит из периклиально ориентированных гиф. Ножки апотециев часто извилистые, 0.05–0.06 мм в диам., от черных до оливково-коричневых, блестящие. Ножки состоят из переплетенных, в основном периклиально ориентированных гиф. Все части апотеция H–, K–. Сумки 80–100 × 4–6 мкм, цилиндрические с каналом в апикальном утолщении, хорошо заметным под световым микроскопом. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклиально или слегка наклонно ориентированы, 2-клеточные, со слабо пигментированной перегородкой, эллипсоидные, оливково-зеленоватые, (10) 14–16 (20) × (3) 3–4 (4.4) мкм. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая.

Иллюстрации: рис. 92 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется высокими апотециями на извилистых, иногда разветвленных ножках, 2-клеточными спорами со слабо пигментированной перегородкой и отсутствием реакции тканей апотеция с Н и К, а также обитанием на *Populus* sp. Близок к *P. tibeticum*, также характеризующемуся наличием канала в апикальном утолщении сумок, однако от последнего отличается более высокими апотециями и гладкими спорами.

Экология и распространение. Сапрофит или паразит на коре и тонких веточках *Populus* sp., встречается во влажных и затененных местообитаниях. Высота около 3000 м над ур. м. Известен только из типового местонахождения в Китае.

Исследованные образцы. **Китай.** Голотип (LE); Сычуань, Тибетский авт. округ, гора Гонгта, 1999, Титов, n° 6812 (LE).

9. *Phaeocalicium interruptum* (Nyl.) Tibell, Ann. Bot. Fenn. 28: 119 (1991b).

Базионим: *Calicium pallescens* var. *interruptum* Nyl. in Norrl., Not. Sällsk. Fauna Fl. Fenn. Förh. 13: 316 (1873).

Т и п : Финляндия, «Ostrobotnia borealis, Simo», 1922, Räsänen (H: лектотип, предложен Tibell, 1996a).

Синонимы: *Mycocalicium pusiolum* var. *macrospora* Räs. Ann. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo, 3, 8: 343 (1926). — Т и п : Финляндия (H: лектотип, предложен Tibell, 1996a).

Взрослые апотеции мелкие, (0.2) 0.3–0.4 (0.4) мм выс., черные, без налета, на светлых, часто оливковых у основания ножках. Головки апотециев колокольчатые, (0.08) 0.10–0.12 (0.14) мм шир. Эпитеций около 5 мкм толщ., коричневый. Гимений светлый. Гипотеций 20–30 мкм выс., гиалиновый, состоит из большей частью периклиально ориентированных гиф около 2 мкм толщ. Эксципул 10–12 мкм толщ., коричневый, состоит из 1–2 слоев изодиаметрических или бесформенных клеток. Верхняя часть эксципула сильно утолщена, что придает апотецию колокольчатую форму. Ножки апотециев прямые, (0.03) 0.04–0.05 (0.06) мм в диам., от черных до оливково- и светло-коричневых, блестящие. Ножки состоят из слегка переплетенных красновато-коричневых гиф, в основном периклиально ориентированных. Снаружи ножка окружена гиалиновым чехлом около 5 мкм толщ. При действии К красноватый цвет гиф ножки интенсифицируется, ножка становится красновато-фиолетовой. Все другие части апотециев K–, H–. Сумки (48.0) 52.2–56.6 (60.0) × (3.5) 3.5–4.5 (5.0) мкм, цилиндрические с однообразным тонким апикальным утолщением. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклиально или слегка наклонно ориентированы, одноклеточные, иногда 2–4-клеточные, эллипсоидные, светло-коричневые, (9.0) 9.8–10.6 (12.0) × (4.0) 4.4–4.8 (5.0) мкм. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая, под СЭМ различим слабо развитый бородавчатый орнамент.

Иллюстрации: Tibell (1996a); рис. 93.

Таксономические особенности. Характеризуется мелкими апотециями на светлых оливковых ножках и утолщенным краем эксципула. Образцы с 2–4-клеточ-

ными спорами внешне похожи на *P. boreale*, однако последний отличается красновато-коричневым эксципулом, состоящим из изодиаметрических, толстостенных, склеротизированных клеток, реакцией тканей ножки с К и сильно утолщенным апексом сумок.

Экология и распространение. Сапрофит или паразит на коре и тонких веточках *Betula*, *Chamaedaphne*, *Populus* и *Salix* spp., во влажных и затененных местах обитания. Высота 0–1100 м над ур. м. Редкий вид, отмечен в нескольких местонахождениях в Скандинавии (Tibell, 1996a, 1999; Berglund et al., 2004), Испании (Llimona, Hladun, 2001), Северной Америке (Selva, Tibell, 1999) и на Дальнем Востоке России (Титов, Давыдов, Урбанавичене, 2002).

Исследованные эксикаты. Räsänen: Lich. Fenn. exs. 685 — как *Mycocalicium pusiolum* var. *macrospora* (H, KW).

Исследованные образцы. **Португалия.** Madeira, 1990, Kalb (UPS). **Россия.** Европейская часть: Карелия, Regio kuusamoensis, Hassersokka, 1938, Laurila (H); Дальний Восток: Хабаровский край, Верхне-Буреинский р-н, Буреинский заповедник, 1990, Титов, n° 3467 (LE); Якутия, Нижне-Колымский р-н, 1981, Шкарупа (LE). **Финляндия.** Лектотип (H); Kuusamo, Sovajoki, 1937, Laurila (BP).

10. *Phaeocalicium matthewsianum* Selva et Tibell, Bryologist, 102: 390 (1999).

Т и п : США, «New Hampshire, Coos Co., Norton Pool Natural Area», 1991, Selva, n° 4723 (UMFK: голотип — non vidi); Канада, «Nova Scotia, Cumberland Co.», 1995, Selva, n° 6587 (UMFK: паратип).

Взрослые апотеции мелкие, 0.3–0.5 мм выс., черные или темно-коричневые, часто на светлых у основания ножках, без налета, блестящие. Головки апотециев обратноконические, 0.15–0.25 мм в диам., у взрослых апотециев сжаты в одной плоскости. Гимений светлый. Гипотеций 50–60 мкм выс. Эксципул 15–20 мкм толщ., красновато-коричневый, состоит из 4–5 слоев беспорядочно переплетенных, в целом периклинально ориентированных гиф. Ножки апотециев прямые, 0.03–0.07 мм в диам., от черных до оливковых, часто светлые у основания, блестящие. Ножки состоят из зеленоватых, в основном периклинально ориентированных во внутренней части и более светлых и слегка переплетенных в наружных слоях гиф. При действии К красноватый цвет эксципула интенсифицируется, ножка К–. Сумки 80–100 × 5–7 мкм, цилиндрические, с однообразно утолщенным апексом. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклинально или слегка наклонно ориентированы, 4-клеточные, эллипсоидные, коричневые, 12–17 × 6–7 мкм. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая, под СЭМ различим слабо развитый орнамент в виде округлых или эллипсоидных структур.

Иллюстрации: Selva, Tibell (1999).

Таксономические особенности. Характеризуется сжатыми головками апотециев, 4-клеточными спорами, красновато-коричневым эксципулом и обитанием на *Betula* и *Sorbus* spp. Близок к *P. boreale*, однако последний отличается несжатыми головками апотециев и меньшими размерами сумок и спор.

Экология и распространение. Сапрофит или паразит на коре и тонких веточках *Betula* и *Sorbus* spp. Известен только из восточных регионов Канады и США (Selva, Tibell, 1999).

Исследованные образцы. **Канада.** Паратип (UMFK).

11. *Phaeocalicium minutissimum* (Merr.) Selva, Bryologist, 102, 3: 390 (1999).

Базиним: *Calicium minutissimum* Merr., Bryologist, 12, 6: 107 (1909).

Т и п : США, «Maine, Knox Co., Camden», 1909, Merrill (FH: голотип — в состоянии, непригодном для исследования); США, «Maine, Knox Co., Camden Hills», 1989, Selva, n° 3940 (UMFK: неотип, предложен Selva (Selva, Tibell, 1999) — non vidi; UPS: изонеотип).

Синонимы: *Stenocybe minutissima* Zahlbr., Cat. Lich. Univ. 1: 650 (1922).

Взрослые апотеции мелкие, 0.2–0.4 мм выс., черные, блестящие, без налета, часто на светло-коричневых ножках. Головки апотециев от обратнойцевидных до линзовидных, 0.08–0.15 мм шир. Эксципул тонкий, 5–8 мкм толщ., коричневый, состоит из одного слоя изодиаметрических клеток. Ножки апотециев прямые или изогнутые, 0.03–0.05 мм в диам., от черных до светло-коричневых, блестящие. Ножки состоят из слегка переплетенных, светло-коричневых, в основном периклинально ориентированных гиф 1–2 мкм в диам. Все части апотециев К–. Сумки 60–80 × 5–6 мкм, цилиндрические. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклинально или слегка наклонно ориентированы. Зрелые споры 4-клеточные, со слабо пигментированными перегородками, часто перетянуты в местах перегородок, узкоэллипсоидные, коричневые, 12–20 × 5–6 мкм, поверхность спор гладкая как под световым микроскопом, так и под СЭМ.

Иллюстрации: Selva, Tibell (1999).

Таксономические особенности. Характеризуется мелкими апотециями, 4-клеточными спорами, анатомией эксципула, негативными реакциями с К и обитанием на *Quercus rubra*. Близок к *P. tremulicola*, однако последний отличается более контрастными перегородками спор, анатомией эксципула, состоящего из двух слоев — наружного, образованного склеротизированными толстостенными клетками около 5 мкм в диам., и внутреннего, состоящего из 1–3 слоев тонких, периклинально ориентированных гиф, а также обитанием на *Populus tremula*.

Экология и распространение. Сапрофит или паразит на коре и тонких веточках *Quercus rubra*. Известен только из восточных регионов Канады и США (Merrill, 1909; Zahlbruckner, 1922; Selva, Tibell, 1999).

Исследованные образцы. **США.** Изонеотип (UPS).

12. *Phaeocalicium ornicolum* (Steiner ex Zahlbr.) Titov comb. nov.

Базиним: *Calicium ornicolum* Steiner ex Zahlbr., Ann. K.K. Naturhist. Hofmus. 25: 239 (1911).

Т и п : Австрия, «Carnolia, ad ramulos Fraxinorum ad litora lacus prope Veldes», Steiner (W: лектотип, hoc loco).

Синонимы: *Mycocalicium ornicolum* (Steiner ex Zahlbr.) Nád., Syst. Übersicht der Gattungen *Embolidium* und *Mycocalicium* in Mitteleuropa: 7 (1940b).

Взрослые апотеции мелкие, 0.2–0.3 мм выс., блестящие, без налета. Головки апотециев обратноконические или цилиндрические, черные, 0.06–0.08 мм шир. Эпитеций 3–4 мкм толщ., коричневый. Гимений коричневый. Гипотеций светлый, состоит из беспорядочно переплетенных, разветвленных, в основном периклиналино ориентированных гиф. Эксципул 5–10 мкм толщ., светло-коричневый, состоит из 1–2 слоев изодиаметрических клеток около 3–4 мкм в диам. Ножки апотециев прямые, 0.02–0.03 мм в диам., светло-коричневые, у основания более светлые, состоят из слегка переплетенных, светлых, в основном периклиналино ориентированных гиф. Снаружи ножка окружена гиалиновым чехлом около 5 мкм толщ. Все части апотециев К–, Н–. Сумки 60–70 × 6 мкм, цилиндрические с однообразным тонким апикальным утолщением. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклиналино или слегка наклонно ориентированы, одноклеточные, иногда 2–4-клеточные, эллипсоидные или удлинено-эллипсоидные, светло-коричневые, 10–12 × 4.5–5.5 мкм. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая.

Таксономические особенности. Характеризуется мелкими апотециями на светлых ножках, одноклеточными спорами с гладкой оболочкой, строением эксципула и обитанием на *Fraxinus ornus*. Близок к *P. interruptum*, от которого отличается отсутствием реакции эксципула с К и обитанием на *Fraxinus*.

Экология и распространение. Сапрофит или паразит на *Fraxinus* sp. Известен только из типового местонахождения в Карнийских Альпах, где собран на коре и тонких веточках *Fraxinus ornus* во влажных и затененных местообитаниях (Zahlbruckner, 1911, 1922; Nádvořík, 1940b).

Исследованные экзипаты. Zahlbruckner: Krypt. exs. Vindob. 1856 (LE).

Исследованные образцы. Австрия. Лектотип (W), изолектотип (BP, H, LE, UPS).

13. *Phaeocalicium pinaceum* Titov, Bot. Zhurn. 3: 387 (1986).

Т и п : Россия, Красноярский край, Шушенский р-н, Саяны, Саяно-Шушенский заповедник, 1984, Титов, n° 1000 (LE: голотип; BP, BRA, H, M, TUR, UMFK, UPS, W: изотипы).

Взрослые апотеции мелкие, (0.16) 0.20–0.28 (0.37) мм выс., черные, без налета, на светлых ножках. Головки апотециев от почти сферических у молодых апотециев до обратноконических или почти цилиндрических у взрослых, (0.04) 0.04–0.06 (0.07) мм шир. Эпитеций 5–10 мкм толщ., коричневый. Гимений светлый. Гипотеций 60–80 мкм выс., гиалиновый, состоит из беспорядочно переплетенных и разветвленных гиф. Эксципул 10–12 мкм толщ., коричневый, состоит из периклиналино ориентированных гиф. Ножки апотециев прямые, (0.020) 0.025–0.029 (0.035) мм в диам., от светло-коричневых до бесцветных. Ножки состоят из слегка переплетенных светло-коричневых или зеленоватых гиф, в основном периклиналино ориентированных. Снаружи ножка окружена слоем желатинизированных клеток около 5 мкм толщ. Все части апотециев К–, Н–. Сумки (58.0) 60.9–

72.5 (75.0) × (2.5) 2.6–3.2 (4.0) мкм, цилиндрические. В апикальном утолщении ползурелых сумок хорошо заметен тонкий канал. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклиналино или слегка наклонно ориентированы, 2-клеточные, эллипсоидные, коричневые, (8.2) 8.7–11.6 (13.8) × (2.90) 3.19–4.30 (5.50) мкм. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая, под СЭМ различим слабо развитый орнамент в виде беспорядочно расположенных борозд.

Иллюстрации: Титов (1986a); рис. 94 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется мелкими апотециями на светлых, часто бесцветных ножках, короткими сумками с каналом в апикальном утолщении, 2-клеточными гладкими спорами и обитанием на *Pinus* spp.

Экология и распространение. Сапрофит или паразит на *Pinus* spp. Встречается на коре и тонких веточках *P. pumila* и *P. sibirica* во влажных местообитаниях. Высота 700–1500 м над ур. м. Известен из Забайкалья, Саян (Титов, 1986a, 1990a), с Дальнего Востока России (Титов, Давыдов, Урбанавичене, 2002) и из Китая (Вэй, Титов, 2001).

Исследованные экзипаты. Tibell: Cal. exs. 144 (LE, UPS).

Исследованные образцы. Китай. Гирин, заповедник Чангбайшан, 1994, Титов, n° 6210 (LE). Россия. Сибирь: Бурятия, Баргузинский заповедник, 1983, Титов, n° 610 (LE: паратип); Красноярский край, Шушенский р-н, Саяны, Саяно-Шушенский заповедник, 1984, Шкарупа (LE), голотип (LE). Дальний Восток: Хабаровский край, Верхне-Буреинский р-н, Буреинский заповедник, 1990, Титов, n°n° 3716, 3791 (LE).

14. *Phaeocalicium polyporaeum* (Nyl.) Tibell, Publ. Herb. Univ. Uppsala, 4: 7 (1979).

Базионим: *Calicium polyporaeum* Nyl., Flora, 33: 7 (1875).

Т и п : Румыния, «circa Thermae Herculis in Banatu», 1874, Lojka, n° 2925 (H-Nyl: лектотип, предложен Tibell, 1979; UPS: изолектотип).

Синонимы: *Mycocalicium polyporaeum* (Nyl.) Vain., Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. 57, 1: 86 (1927). — *Embolidium polyporaeum* (Nyl.) Nád., Syst. Übersicht der Gattungen *Embolidium* und *Mycocalicium* in Mitteleuropa: 4 (1940).

Взрослые апотеции средних размеров, (0.4) 0.6–0.8 (1.0) мм выс., черные, без налета, на оливково-коричневых, иногда светлых у основания ножках. Головки апотециев обратноконические или почти цилиндрические у взрослых апотециев, (0.07) 0.08–0.09 (0.10) мм шир. Эпитеций 5–10 мкм толщ., коричневый, гимений светлый. Гипотеций 60–80 мкм выс., гиалиновый, состоит из беспорядочно переплетенных и разветвленных гиф. Эксципул 10–15 мкм толщ., коричневый, состоит из периклиналино ориентированных гиф. Ножки апотециев прямые, (0.04) 0.06–0.08 (0.08) мм в диам., от черных до оливково-коричневых, состоят из слегка переплетенных светло-коричневых в наружных слоях и светлых в центральной части гиф, в основном периклиналино ориентированных. Все части апотециев К–, Н–. Сумки (75.0) 80.4–92.6 (110.0) × (3.2) 3.6–4.2 (5.0) мкм, цилиндрические. В апикальном утолщении ползурелых сумок хорошо заметен тонкий канал. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклиналино или слегка наклонно ориентиро-

ваны. Зрелые споры 2-клеточные, хотя в процессе созревания долго остаются одноклеточными. Споры по форме сильно варьируют от узко- до широкоэллипсоидных, от бесцветных до светло-коричневых, (9.2) 11.2–12.8 (15.0) × (3.2) 3.8–4.8 (5.5) мкм. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая, под СЭМ различим слабо развитый орнамент в виде беспорядочно расположенных борозд.

Иллюстрации: Титов (1986a); рис. 95 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется 2-клеточными светлыми гладкими спорами, сумками с каналом в апикальном утолщении и обитанием на плодовых телах *Polyporales*.

Экология и распространение. Сапрофит или паразит на плодовых телах *Trametes versicolor* и *Trichaptum biformis*, на верхней, иногда нижней поверхности, обычно во влажных местообитаниях. Предпочитает регионы с океаническим климатом. Высота 0–400 м над ур. м. Широко распространен на Кавказе (Титов, 1998; Урбанавичус, Урбанавичене, 2002), Дальнем Востоке (Вей, Титов, 2001) и в Северной Америке (Tibell, 1979; Esslinger, Egan, 1995; Selva, Tibell, 1999), в Европе известен лишь из типового местонахождения (Nylander, 1875; Hazslinszky, 1884; Szatala, 1922, 1926; Nádvorník, 1940; Макаревич, 1963; Ромс, 1975; Макаревич и др., 1982) и на севере европейской части России (Херманссон, 1997; Пыстина, 2001).

Исследованные эксикаты. Lojka: Lich. Hung. 10 — как *Calicium polyporaeum* (BRA); Tibell: Cal. exs. 45, 143, 169 (LE).

Исследованные образцы. **Азербайджан.** Талыш, Астаринский р-н, Сым, 1987, Титов, n° 1469 (LE). **Грузия.** Лагодехский р-н, Лагодехи, 1987, Титов, n° 1423 (LE). **Китай.** Гирин, заповедник Чангбайшан, 1994, Титов, n° 5192 (LE). **Россия.** Европейская часть: Республика Коми, Печоро-Илычский заповедник, 1994, Херманссон, n° 4231 (UPS). Дальний Восток: Приморский край, Тернейский р-н, Сихотэ-Алинский заповедник, 1984, Титов, n° 1174 (LE), Хасанский р-н, заповедник «Кедровая падь», 1984, 1990, Титов (LE); Сахалинская обл., о. Кунашир, 1989, Титов, n° 2331, 2703 (LE). **Румыния.** Изолектотип (UPS). **США.** Maine, Trout Brook Township, 1997, Tibell, n° 21498 (UPS); Michigan, Mecosta Co., 1978, Buck (LE); Tennessee, Henderson Co., 1976, Buck, n° 1547 (UPS); Wisconsin, Burnett Co., 1984, Schuster, Sullivan, n° 2162 (UPS).

15. **Phaeocalicium populneum** (Brond. ex Duby) A.F.W. Schmidt, Mitt. Staatsinst. Allg. Bot. Hamburg, 13: 132 (1970).

Базиним: *Calicium populneum* Brond. ex Duby, Bot. Gall. 2: 638 (1830).

Т и п : Франция, «Paris, St. Cloude», 1861, Pelvet (UPS: неотип, предложен Tibell, 1996a).

Синонимы:

Phacotium populneum Trevis., Flora, 45: 6 (1862). — *Embolidium populneum* (Brond. ex Duby) Vain., Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. 57, 1: 59 (1927).

Calicium pictavicum J. Rich., Cat. Lich. Deux-Serves: 4 (1877). — Т и п : Франция (PS: голотип — non vidi; UPS: изотип).

Взрослые апотеции средних размеров, (0.5) 0.6–0.9 (1.2) мм выс., черные, на оливковых или темно-коричневых ножках, блестящие, без налета. Головки апо-

теций от субсферических до линзовидных, (0.15) 0.20–0.28 (0.3) мм шир. Эпитеций 8–15 мкм толщ., красновато-коричневый, образован антиклинально ориентированными склеротизированными гифами. Гимений светлый. Гипотеций 40–60 мкм выс., коричневый, состоит из беспорядочно переплетенных, разветвленных, в основном периклинально ориентированных гиф. Эксципул 10–20 мкм толщ., красновато-коричневый, состоит из склеротизированных, периклинально ориентированных гиф. Ножки апотеций прямые или изогнутые, (0.04) 0.05–0.06 (0.07) мм в диам., от черных до оливково-коричневых, блестящие. Ножки состоят из слегка переплетенных красновато-коричневых, в основном периклинально ориентированных гиф, около 2 мкм в диам. Снаружи ножка окружена слоем желатинизированных клеток около 5 мкм толщ. Красновато-коричневый оттенок эпитеция, эксципула и ножки усиливается при действии Н и К. Сумки (65.0) 70.8–80.42 (90.6) × (3.8) 4.3–5.7 (5.7) мкм, цилиндрические. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклинально или слегка наклонно ориентированы, 2-клеточные, со слабо пигментированной перегородкой, эллипсоидные, коричневые, (10.8) 11.2–12.6 (14.0) × (4.0) 4.6–4.8 (5.4) мкм. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая, под СЭМ различим слабо развитый орнамент в виде эллипсоидных или округлых структурных элементов.

Иллюстрации: Титов (1986a), Schmidt (1970b), Tibell (1996a); рис. 96 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется 2-клеточными спорами со слабо пигментированной перегородкой, красновато-коричневым оттенком гиф эпитеция, эксципула и ножки, реакцией тканей ножки с Н и обитанием на *Populus tremula*.

Экология и распространение. Сапрофит или паразит на тонких веточках, реже коре *Populus* spp., во влажных и затененных местообитаниях. Циркумпольно распространен в бореальной зоне Голарктики. Отмечен для Скандинавии (Nylander, 1857a; Vainio, 1927; Laurila, 1940; Tibell, 1996, 1999), Великобритании (Leighton, 1871; Crombie, 1894; Smith, 1921; Purvis et al., 1992), Франции (Duby, 1830), Германии (Schaerer, 1850; Arnold, 1855; Richard, 1877; Sydow, 1887; Saccardo, 1889; Migula, 1930), Испании (Colmeiro, 1889; Llimona, Hladun, 2001), Италии (Jatta, 1909), Восточной Европы (Hazslinszky, 1884; Zahlbruckner, 1922; Szatala, 1926; Schmidt, 1970b; Veresegehy, 1994), Прибалтики (Bruttan, 1870; Randlane, Saag, 1999), европейской части России (Мережковский, 1913; Херманссон, 1997; Пыстина, 2001; Урбанавичене, 2005), Украины (Suza, 1933; Окснер, 1956; Макаревич, 1963; Ромс, 1975; Макаревич и др., 1982), Сибири (Титов, 1985б, 1990а; Седельникова, 1990; Урбанавичене, 1998; Добрыш, 1999), Дальнего Востока (Вэй, Титов, 2001) и Северной Америки (Herre, 1910; Fink, 1935; Tibell, 1975; Esslinger, Egan, 1995; Selva, Tibell, 1999).

Исследованные эксикаты. Kerner: Fl. exs. Austr.-Hung. 2768 — как *Calicium populneum* (BP, LE); Fl. Hung. exs. 312 — как *Calicium populneum* (BP, LE); Brodo: Lich. Can. exs. 42, 142 (LE); Lojka: Lichenoth. univ. 207 — как *Calicium populneum* (LE); Nádvorník: Cal. exs. 13 (BRA, UPS); Räsänen et Hakulinen: Lich. Fenn. 684 — как *Embolidium populneum* (H, LE);

Suza: Lich. Bogemosl. exs. 214 — как *Embolidium populneum* (LE); Tibell: Cal. exs. 46, 145, 194, 248 (LE).

Исследованные образцы. **Австрия.** Carinthia, Klagenfurth, Steiner (LE); Tirolia australis, Bozen, Kernstock (LE); Steiermark, 1998, Arup, n° 98003 (UPS). **Великобритания.** Scotland, Achnaschellach, 1984, Coppins (UPS). **Венгрия.** Kaposvar, Somogy, 1871, Lojka (UPS); Heves, 1914, Foriss (BP). **Канада.** British Columbia, Fernie, 1969, Brodo, n° 15052 (LE); Ontario, Thunder Bay, 1972, Tibell, n° 5315 (UPS). **Китай.** Сычуань, Тибетский авт. округ, гора Гонгга, 1999, Титов, n° 6680 (LE, L-HMAS). **Россия.** *Европейская часть:* Республика Коми, Печоро-Илычский р-н, 1992, Херманссон, n° K7 (UPS). *Сибирь:* Красноярский край, Саяны, Саяно-Шушенский заповедник, 1984, Титов, n° 1173 (LE); Иркутская обл., Байкальский заповедник, 1983, Титов, n° 722 (LE); Бурятия, Баргузинский заповедник, 1983, Титов, n° 553, 674 (LE). *Дальний Восток:* Магаданская обл., Тенькинский р-н, 1989, Котлов, n° 121 (LE). **США.** Maine, Trout Brook Township, 1997, Tibell, n° 21497 (UPS); Minnesota, Clearwater Co., 1974, Wetmore, n° 23015 (UPS), 1989, Thor, n° 8454 (LE). **Украина.** Закарпатская обл., Мукачево, 1933, Nádvorník (TUU), 1935, Nádvorník (BRA). **Финляндия.** Lapponia kittilensis, Muonio, Olostunturi, 1867, Norrlin (H); Kuusamo, 1937, Laurila (LE). **Франция.** Paris, St. Cloud, 1861, Pervet (UPS); Deux-Serves, 1879, Richard (UPS). **Хорватия.** Zagreb, Samobor, 1991, Nordin, n° 2853 (UPS). **Швеция.** Härjedalen, Ljusnedal par., Olmberget, 1973, Tibell, n° 5508 (UPS); Lule Lappmark, Gallivare par., 1995, Tibell, n° 21016 (LE, UPS).

16. **Phaeocalicium praecedens** (Nyl.) A.F.W. Schmidt, Mitt. Staatsinst. Allg. Bot. Hamburg, 13: 131 (1970).

Базионим: *Calicium praecedens* Nyl., Flora, 50: 370 (1867a).

Т и п : Финляндия, «Tavastia australis, Evois», 1866, Norrlin, n° 40719 (H-Nyl: лектотип, предложен Tibell, 1996a).

Синонимы: *Chaenotheca praecedens* Lindau, Die Flechten: 34 (1913). — *Mycocalicium praecedens* (Nyl.) Szatala, Ann. Hist.-Nat. Mus. Natl. Hung. 24: 106 (1926). — *Mycocalicium praecedens* (Nyl.) Vain., Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. 57, 1: 84 (1927).

Взрослые апотеции средних размеров, (0.4) 0.52–0.64 (0.82) мм выс., черные, блестящие, без налета. Головки апотециев от субсферических до обратноконических и линзовидных, (0.16) 0.20–0.24 (0.26) мм шир. Эпитеций 8–10 мкм толщ., коричневый. Гимений светлый. Гипотеций 80–100 мкм выс., коричневый, состоит из беспорядочно переплетенных, разветвленных, в основном периклиально ориентированных гиф. Эксципул 15–20 мкм толщ., коричневый, состоит из склеротизированных, периклиально ориентированных гиф. Ножки апотециев прямые или изогнутые, (0.04) 0.05–0.06 (0.07) мм в диам., от черных до оливково-коричневых, блестящие. Ножки состоят из слегка переплетенных красновато-коричневых, в основном периклиально ориентированных толстостенных гиф 3–4 мкм в диам. Ножка обычно содержит желтовато-красноватый пигмент, дающий зеленое окрашивание с К. Снаружи ножка иногда окружена слоем желатинизированных клеток около 5 мкм толщ. Эпитеций, эксципул и наружные слои ножки дают слабое красновато-коричневое окрашивание с Н, все части апотециев, кроме нож-

ки, К–. Сумки (55.0) 59.8–64.2 (72.6) × (3.5) 4.4–5.2 (5.5) мкм, цилиндрические. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклиально или слегка наклонно ориентированы, одноклеточные, эллипсоидные, светло-коричневые, (8.8) 11.2–12.6 (13.8) × (4.0) 4.6–4.8 (5.4) мкм. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая, под СЭМ различим слабо развитый орнамент в виде беспорядочно расположенных борозд.

Иллюстрации: Титов (1986a), Schmidt (1970b), Tibell (1996a); рис. 97 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется одноклеточными спорами, коричневым гипотецием, реакцией тканей ножки с К и обитанием на *Populus tremula*.

Экология и распространение. Сапрофит или паразит на коре и тонких веточках *Populus tremula*, во влажных и затененных местообитаниях. Часто и, вероятно, ошибочно отмечался в литературе для различных регионов Европы и России, так как ранее его не отличали от *P. compressulum*. По данным Tibell (1996a), является эндемиком Северной Европы, однако одно его местонахождение известно из Великобритании. Был отмечен для Ленинградской обл. (Титов, 1983а), севера европейской части России (Херманссон, 1997; Пыстина, 2001; Титов, Давыдов, Урбанавичене, 2002), Прибалтики (Randlane, Saag, 1999), Северной Америки (Thomson, 1984; Esslinger, Egan, 1995; Selva, Tibell, 1999) и Сибири (Титов, Давыдов, Урбанавичене, 2002).

Исследованные экзикаты. Tibell: Cal. exs. 23 (LE, UPS).

Исследованные образцы. **Великобритания.** Scotland, Easterness, 1976, Coppins, n° 3231; South Aberdeen, 1984, Coppins, n° 10803 (UPS). **Норвегия.** Rogaland, Forsand par., 1947, Degelius (UPS). **Россия.** *Европейская часть:* Республика Коми, 1992, Херманссон, n° K97 (UPS); Нижегородская обл., Керженский заповедник, 1999, Урбанавичене (LE). *Сибирь:* Тюменская обл., Верхне-Тазовский заповедник, 1992, Добрыш (LE). **Финляндия.** Лектотип (H-Nyl). **Швеция.** Wästmanland, 1878, Blomberg (LE).

17. **Phaeocalicium tibeticum** Titov, Lichenologist, 32, 6: 565 (2000).

Т и п : Китай, Сычуань, Тибетский авт. округ, гора Гонгга, около 40 км к юго-западу от Лудина, высота: 3000 м над ур. м., 1998, Титов, n° 6579 (L-HMAS: голотип; LE, M, UPS: изотипы).

Взрослые апотеции мелкие, (0.4) 0.54–0.62 (0.70) мм выс., черные, блестящие, без налета. Головки апотециев от обратноконических до субсферических и линзовидных, (0.10) 0.12–0.14 (0.16) мм шир. Эпитеций 10–12 мкм толщ., коричневый, склеротизированный, содержит многочисленные бесцветные гранулы. Гимений светлый. Гипотеций около 40 мкм выс., зеленовато-серый, состоит из беспорядочно переплетенных, разветвленных, в основном периклиально ориентированных гиф. Эксципул 10–15 мкм толщ., коричневый, состоит из 5–6 слоев периклиально ориентированных гиф. Ножки апотециев прямые, (0.04) 0.04–0.05 (0.06) мм в диам., от черных до оливково-коричневых, блестящие, состоят из слегка переплетенных светлых гиф, в основном периклиально ориентированных. Все час-

ти апотециев К–, Н–. Сумки длинные, (80.0) 102.0–110.0 (112.0) × (5.6) 6.2–6.8 (8.0) мкм, цилиндрические. Полузрелые сумки с каналом в апикальном утолщении. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклиально или слегка наклонно ориентированы, 2-клеточные, узкоэллипсоидные, светло-коричневые, (12.0) 16.2–17.8 (21.0) × (4.0) 5.0–5.6 (6.0) мкм. Поверхность спор с орнаментом в виде беспорядочно расположенных борозд и трещин, хорошо различимых под световым микроскопом.

Иллюстрации: Titov (2000); рис. 112 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется крупными 2-клеточными орнаментированными спорами, длинными сумками, зеленоватым гипотецием и обитанием на *Populus davidiana*. Близок к *P. populneum*, который также встречается на *Populus* и характеризуется сходной анатомией апотециев, однако *P. tibeticum* отличается более крупными спорами, более длинными сумками, более темным зеленовато-серым цветом гипотеция и отсутствием реакции с К.

Экология и распространение. Сапрофит или паразит на тонких веточках *Populus davidiana*, обычно 2-летнего возраста, во влажных и затененных местах обитания. Высота 3000–3500 м над ур. м. Известен только из типового местонахождения в Китае, где, однако, встречается повсеместно в долинах рек, где имеются заросли *Populus davidiana*.

Исследованные образцы. **Китай.** Сычуань, Тибетский авт. округ, гора Гонгга, 1998, Титов, n°n° 6583, 6585 (LE), голотип (L-HMAS).

18. **Phaeocalicium tremulicola** (Norrl. ex Nyl.) Tibell, Ann. Bot. Fenn. 33: 219 (1996).

Базионим: *Stenocybe tremulicola* Norrl. ex Nyl., Flora, 66: 531 (1883).

Т и п : Финляндия, «Tavastia australis, Hollola», 1882, Norrlin, n° 40571 (H-Nyl: лектотип, предложен Tibell, 1996a).

Синонимы: *Calicium tremulicolum* Rehm ex Rabenh., Krypt. Fl. Deutsch. 1: 405 (1891). — *Stenocybe byssacea* f. *tremulicola* Steiner ex Beck et Zahlbr., Ann. K.K. Nat. Hofmus. 9: 135 (1894). — *Stenocybe pullatula* f. *tremulicola* Zahlbr., Cat. Lich. Univ. 1: 651 (1922).

Взрослые апотеции мелкие, 0.2–0.4 мм выс., черные, блестящие, без налета, часто на оливково-серых ножках. Головки апотециев от обратнойцевидных до линзовидных, 0.05–0.15 мм шир. Эпитеций 8–10 мкм толщ., коричневый. Гимений светлый. Гипотеций 40–50 мкм выс., гиалиновый, состоит из беспорядочно переплетенных, разветвленных, в основном периклиально ориентированных гиф. Эксципул 10–15 мкм толщ., коричневый, состоит из двух слоев — наружного, образованного склеротизированными толстостенными клетками около 5 мкм в диам., и внутреннего, состоящего из 1–3 слоев тонких, периклиально ориентированных гиф. Ножки апотециев прямые или изогнутые, (0.02) 0.02–0.04 (0.05) мм в диам., от черных до оливково-коричневых, блестящие. Ножки состоят из слегка переплетенных светло-коричневых, в основном периклиально ориентированных толстостенных гиф 1–2 мкм в диам. Снаружи ножка окружена слоем жела-

тинизированных клеток около 5 мкм толщ. Все части апотециев К–, Н–. Сумки 70–90 × 5–6 мкм, цилиндрические. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклиально или слегка наклонно ориентированы. Зрелые споры 4-клеточные, однако до созревания долго остаются без перегородок или с 1–2 перегородками. Споры узкоэллипсоидные, коричневые, 14.2–18.6 × 4.6–5.4 мкм. Поверхность спор гладкая как под световым микроскопом, так и под СЭМ.

Иллюстрации: Tibell (1996a); рис. 98 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется мелкими апотециями, 4-клеточными спорами, анатомией эксципула, негативными реакциями с К и Н и обитанием на *Populus tremula*.

Экология и распространение. Сапрофит или паразит, встречается на тонких и отмирающих веточках *Populus tremula* во влажных и затененных местах обитания. Известен из Центральной и Северной Европы (Nylander, 1883; Arnold, 1885; Rabenhorst, 1891; Saccardo, 1892; Zahlbruckner, 1922; Vainio, 1927; Nádvorník, 1941; Tibell, 1996, 1999; Berglund et al., 2004), приводится для Северной Америки (Fink, 1935; Esslinger, Egan, 1995; Selva, Tibell, 1999) и Камчатки (Кузнецова, Гимельбрант, Титов, 2004; Titov, Himelbrant, Kuznetsova, 2004).

Исследованные экзипаты. Arnold: Lich. Monac. exs. 316 — как *Stenocybe tremulicola* (BP); Kerner: Flora exs. Austro-Hung. 2767 — как *Stenocybe tremulicola* (BP); Zahlbruckner: Krypt. Exs. 63 — как *Stenocybe byssacea* f. *tremulicola* (BP); Lojka: Lich. Regni Hung. Exs. 11 (BP); Räsänen: Lich. Fenn. exs. 544 (H, LE, UPS).

Исследованные образцы. **Австрия.** Carinthia, Krumpendorf, Steiner (BP). **Венгрия.** Eperjes, 1882, Lojka (BP). **Германия.** München, Oedenpullach, 1893, Arnold (BP). **Россия.** Европейская часть: Regio Kuusamoensis, Salla, 1937, Laurila (H); Paanajärvi, Kyökkäysvaara, 1937, Laurila (H). **Дальний Восток:** Камчатка, Быстринский р-н, окр. Эссо, 2003, Кузнецова (LECB). **Финляндия.** Лектотип (H); Kuusamo, Salla, 1938, Laurila (BP).

Род 4. **PROTOCOLICIUM** Woron.

Trav. Mus. Bot. Acad. Sci. URSS, 21: 103 (1927)

Т и п : *Protocalicium jaczevskii* Woron., Trav. Mus. Bot. Acad. Sci. URSS, 21: 103 (1927).

Монотипный род. Характеризуется поверхностным слоевищем, представленным мицелием зеленоватого цвета, не ассоциированным с водорослями. Апотеции мелкие, состоят из сильно желатинизированных бесцветных гиф. Головки апотециев с сильно суженным по краю эксципулом, что придает им перитециеобразную форму. Споры 2-клеточные, узкоэллипсоидные с закругленными концами, немеланизированные, с сильно орнаментированной оболочкой. Единственный вид известен только из типового местонахождения в Грузии (Woronichin, 1927).

1. **Protocalicium jaczevskii** Woron., Trav. Mus. Bot. Acad. Sci. URSS, 21: 103 (1927).

Т и п : Грузия, Горийский р-н, Ликани, 1920, Воронихин (LEP: голотип).

Синонимы: *Calicium jaczevskii* (Woron.) Oxn., Флора лиш. Укр. 1: 308 (19566). — *Chaenothecopsis jaczevskii* (Woron.) Titov, Folia Cryptog. Estonica, 32: 129 (1998).

Фотобионт отсутствует. Слоевище полупогруженное, представлено беспорядочно переплетенными с мицелием хозяина гифами зеленоватого (по данным Н.Н. Ворониной) цвета, около 3 мкм толщ. Апотеции мелкие, 0.2–0.4 мм выс., черные на светлых ножках. Головки апотециев эллипсоидные, 0.06–0.1 мм в диам., черные. Гимений и гипотеций светлые. Эксципул хорошо развит как продолжение наружных слоев ножки, состоит из 4–5 слоев периклиналино ориентированных клеток. Эксципул сильно суженный к краю. Ножки апотециев прямые, 0.02–0.03 мм в диам., состоят из рыхло переплетенных светлых гиф. Апотеции сильно набухают при действии К. Все части апотециев К–, Н–, при действии КJ гимений приобретает золотистый оттенок. Сумки 55–70 × 4–5 мкм, цилиндрические, с каналом в апикальном утолщении. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклиналино ориентированы, 2-клеточные, узкоэллипсоидные с закругленными концами, светлые, 7–9 × 3–4 мкм. Орнамент хорошо развит в виде беспорядочно переплетенных гребней.

Иллюстрации: Titov (1998); рис. 2, 15 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется хорошо развитым полупогруженным, зеленым в свежем материале мицелием, мелкими апотециями на светлых ножках, эллипсоидными головками апотециев с сужающимся внутрь краем эксципула, 2-клеточными сильно орнаментированными спорами и обитанием на мицелии *Hormiscium pinophilum*.

Экология и распространение. Известен только из типового местонахождения в Грузии (Воронихин, 1927), где был собран на мицелии *Hormiscium pinophilum*, на ветвях *Picea orientalis*.

Исследованные образцы: **Грузия**. Голотип (LEP).

Род 5. PYRGIDIUM Nyl.

Flora 50: 3 (1867)

Т и п : *Pyrgidium bengaliense* Krempelh. ex Nyl., Flora, 50: 3 (1867).

Литература: Tibell (1982b, 1984b, 1996b), Титов (19906).

Монотипный род. Характеризуется поверхностным соредиевым слоевищем. Апотеции сидячие или на короткой ножке. Мазедий хорошо развит. Встречается на коре и древесине лиственных деревьев в тропических и субтропических областях. Анаморфы неизвестны. Вторичных лишайниковых веществ не обнаружено.

1. ***Pyrgidium montelicum*** (Beltr.) Tibell, Lichenologist, 14: 239 (1982b).

Базионим: *Acolium montelicum* Beltr., Lich. Bassan.: 285 (1858).

Т и п : Италия, «Bassano», Beltramini, 1858 (UPS: синтип).

Синонимы:

Sphinctrina nitidula Stirton, Proc. Roy. Phil. Soc. Glasgow, 11: 309 (1879). — Т и п : Индия (BM: голотип — non vidi).

Pyrgidium bengaliense Krempelh. ex Nyl., Flora, 50: 3 (1867b). — Т и п : Индия (H-Nyl: голотип).

Trachilia leptoconica Nyl., Acta Soc. Sci. Fenn. 7: 429 (1863). — Т и п : Колумбия, «Cundinamarca», Lindig, n° 2865 (H-Nyl: голотип). — *Pyrgidium leptoconicum* (Nyl.) Nádav., Stud. Bot. Čech. 5: 125 (1942a).

Обычно образует черноватые пятна на древесине деревьев. Фотобионт принадлежит к водорослям рода *Trentepohlia*. Апотеции мелкие, 0.1–0.4 мм выс., черные или темно-коричневые, без налета, субсферической или обратнойцевидной формы, сидячие или на коротких ножках. Мазедий черный, обычно хорошо развит и возвышается над апотецием. Эксципул хорошо развит, 20–30 мкм толщ., сформирован прозоплектенхимной тканью, темно-коричневый. По краю эксципула образуются склеротизированные гифы, проникающие в мазедий. Сумки 25–40 × 3–6 мкм, цилиндрические или узкобулавовидные. Споры 2-клеточные, широкоэллипсоидные, коричневые, 5–7 × 3–5 мкм, с орнаментом в виде коротких гребней, в основном ориентированных вдоль оси споры.

Иллюстрации: Tibell (1982b), Титов (19906); рис. 99 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется некрупными сидячими субсферическими апотециями с сужающимся в верхней части эксципулом и хорошо развитым мазедием, а также характерной орнаментацией спор.

Экология и распространение. Сапрофит на древесине и коре деревьев в тропических и субтропических областях. Высота 200–2500 м над ур. м. Известен из Италии (Beltramini, 1858), Южной Америки (Nylander, 1863; Tibell, 1982b, 1996b), Индии (Nylander, 1867b; Stirton, 1879), Китая (Titov, 2001), Австралии (Tibell, 1987b), найден также на Кавказе (Титов, 19906; Титов, 1998).

Исследованные эксикаты. Tibell: Cal. exs. 95, 195 (LE); Rabenhorst: Lich. eur. 389 (KRAM-L).

Исследованные образцы. **Азербайджан**. Талыш, Белясар, 1987, Титов, n° 1433 (LE). **Италия**. Синтип (UPS). **Китай**. Сычуань, гора Гонгга, 1999, Титов, n° 6677 (LE). **Коста-Рика**. Puntarenas, 1979, Tibell, n° 8297 (LE, UPS). **Россия**. *Северный Кавказ*: Краснодарский край, Адыгейская АО, Апшеронский р-н, Камышанова поляна, 1982, Титов, n° 303 (LE). *Дальний Восток*: Приморский край, Уссурийский р-н, Уссурийский заповедник, 1984, Титов (LE).

Род 6. SPHINCTRINA Fr.

Elench. Fungor. 2: 148 (1828)

Т и п : *Calicium turbinatum* Pers. ex Fr., Elench. Fungor. 2: 148 (1828).

Синонимы: *Phacotiella* Vain., Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. 57 (1): 113 (1927). —

Т и п : *Lichen microcephalus* Sm. in Sm. et Sowerby, Engl. Bot. 26: tab. 1865 (1808) — nomen invalidum.

Литература: Vainio, 1927; Nádvořník, 1942a; Löfgren, Tibell, 1979; Tibell, 1984, 1999; Selva, 2004).

Собственное лихенизированное слоевище не образуется. Апотеции черные, без налета, на коротких ножках или сидячие. Ножки апотециев часто светлые у основания. Головки апотециев от сферических до обратнойцевидных, с хорошо развитым черным мазедем. Эксципул хорошо развит, состоит из темно-коричневых, часто красновато-коричневых склеротизированных изодиаметрических клеток. Край эксципула обычно утолщен. Ножки апотециев состоят из периклиально ориентированных гиф, светлых во внутренних слоях и красновато-коричневых в наружных слоях. Сумки цилиндрические, от 30 до 90 мкм дл., образуются из аскогенных гиф через стадию крючка. Споры одно- или 2-клеточные, 5–20 мкм в диам., сферические или эллипсоидные, от темно-коричневых до почти черных, обычно с бородавчатым орнаментом. Полузрелые споры покрыты гиалиновой оболочкой.

Анаморфы неизвестны.

Вторичных лишайниковых веществ не обнаружено. Некоторые виды содержат пигменты, способные менять цвет при изменении pH среды, и таким образом дают цветные реакции с КОН и HNO₃. Цветные реакции варьируют от красноватого до коричневого цвета.

Виды рода встречаются на коре и древесине деревьев как паразиты или парасимбионты на других лишайниках, чаще всего из родов *Lecanora* и *Pertusaria*, в большинстве случаев во влажных и затененных местообитаниях, реже в открытых местах, на обнаженной и обработанной древесине. Некоторые виды встречаются на скалах. Представители рода широко распространены на территории лесной зоны Голарктики и за ее пределами, в умеренных и субтропических областях. Однако за период изучения рода наблюдается сокращение его ареала и, возможно, полное исчезновение отдельных видов, не встречавшихся с XIX века (*Sphinctrina gomphilloides* Nyl., *S. pallidella* (Willey) Selva, *S. porrectula* Nyl.).

К настоящему времени в мире известно 7 видов рода *Sphinctrina*, все они описаны из Голарктики. *S. leucopoda* Nyl., *S. tubaeformis* Massal. и *S. turbinata* (Pers. ex Fr.) de Not. циркумполярно распространены в Голарктике, кроме того, они найдены в Африке. *S. leucopoda* и *S. tubaeformis* встречаются также в Австралии и Южной Америке. *S. anglica* Nyl. известен из Европы и Северной Америки. Отмеченные выше редкие виды: *S. gomphilloides*, *S. pallidella* и *S. porrectula* — неизвестны за пределами типовых местонахождений в Индии, США и Финляндии соответственно. Недавно описанный вид *S. benmargana* Selva также известен только из типового местонахождения в США.

Ключ для определения известных в мире видов рода *Sphinctrina*

1. Споры субсферические, одноклеточные 2.
- Споры эллипсоидные, одно- или 2-клеточные 4.

2. Апотеции на коротких ножках или сидячие, эксципул на срезе красноватого оттенка, при действии К красный цвет эксципула интенсифицируется, сумки 40–50 мкм дл., споры 5–7 мкм в диам.; на *Pertusaria*, циркумполярно распространен в Голарктике, в Сев. Африке *S. turbinata*.
- Апотеции всегда на ножках, эксципул на срезе коричневый, К- 3.
3. Апотеции полностью черные, сумки 49–65 мкм дл., споры 7–10 мкм в диам., с хорошо развитым орнаментом; на *Protoparmelia* и других лишайниках, в Европе и Сев. Америке *S. anglica*.
- Апотеции обычно на светлых ножках, сумки 32–45 мкм дл., споры 4–6.5 мкм в диам., гладкие; на *Pertusaria*, широко распространен в обоих полушариях *S. leucopoda*.
- 4 (1). Споры одноклеточные, сумки 56–75 мкм дл., споры 10–15 мкм дл., на *Pertusaria*, широко распространен в обоих полушариях *S. tubaeformis*.
- Споры 2-клеточные 5.
5. Сапрофит на *Picea abies*, сумки 40–54 мкм дл., споры 3.7–5.3 мкм дл.; в Европе (Финляндия) *S. porrectula*.
- Паразит-парасимбионт на *Pertusaria* 6.
6. Сумки 80–95 мкм дл., споры 12.5–18 мкм дл.; в Сев. Америке (Арканзас) ...
- *S. benmargana*.
- Сумки 42–47 мкм дл., споры 7.5–10 мкм дл.; в Сев. Америке (Массачусетс) *S. pallidella*.

1. *Sphinctrina anglica* Nyl., Mem. Soc. Sci. Nat. Cherbourg, 5: 334 (1857).

Т и п : Чехия, «Bogemia, Malikov», 1961, Vězda (BM: неотип, предложен Löfgren, Tibell, 1979 — non vidi; LE: изонотип).

Синонимы:

Lichen microcephalus Sm. in Sm. et Sowerby, Engl. Bot. 26: tab. 1865 (1808) — nomen invalidum. — *Calicium microcephalum* (Sm.) Ach., Syn. Lich.: 57 (1814). — *Sphinctrina microcephala* (Sm.) Nyl., Mem. Soc. Sci. Nat. Cherbourg, 3: 168 (1855).

Sphinctrina microsporica Anzi, Cat. Lich. Sondr.: 98 (1860). — Т и п : Италия, «valle Malenso», 1860, Anzi (TO: лектотип, предложен Löfgren, Tibell, 1979 — non vidi; UPS: изолектотип).

Sphinctrina pinicola Koerb., Lich. Sel. Germ.: 203 (1861). — Т и п : Германия (UPS: изотип).

Апотеции черные, блестящие, всегда на ножках, 0.2–0.4 мм выс. Головки апотециев сферические, 0.1–0.2 мм в диам. Эксципул хорошо развит, состоит из темно-коричневых, склеротизированных гиф. Гипотеций образован изодиаметрическими клетками. Ножки апотециев прямые, 0.05–0.06 мм в диам. Внутренние слои ножки состоят из светлых, беспорядочно переплетенных, желатинизированных гиф. Снаружи ножка окружена слоем темно-коричневых склеротизированных

изодиаметрических клеток. Все части апотеция К–. Сумки 40–60 × 7–9 мкм. Споры одноклеточные, 7–10 мкм в диам., субсферические, темно-коричневые, с бородавчатым орнаментом, хорошо заметным под световым микроскопом. Полузрелые споры покрыты тонкой желатинизированной оболочкой.

Иллюстрации: Löfgren, Tibell (1979); рис. 100 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется относительно крупными, сферическими, темными спорами с орнаментированной оболочкой.

Экология и распространение. Паразит или парасимбионт на слоевищах лишайников: *Lecanora* spp., *Protoparmelia oleagina*, иногда на неидентифицированном стерильном слоевище, обычно на коре и древесине хвойных, реже лиственных деревьев, часто на обработанной древесине. Редкий, исчезающий вид. Находки известны в основном из Европы, где он был обнаружен последний раз в 1962 г. (Löfgren, Tibell, 1979; Tibell, 1999). Отмечен также для Северной Америки (Zahlbruckner, 1922). Последняя находка этого вида была на территории Республики Коми (Херманссон, 1997).

Исследованные экзикаты. Arnold: Lich. exs. 245 (UPS); Fries: Lich. scand. rariores et crit. exs. 72 (LE); Norrlin: Herb. Lich. Fenn. 1 (UPS); Steiner: Lich. Karinthiae exs. 169 (UPS); Vězda: Lich. sel. exs. 104 (BRA, LE).

Исследованные образцы. **Австрия.** Tirol, Tuxer Voralpen, 1973, Santesson, n° 24848 (UPS). **Великобритания.** Sussex, Ardingly, 1872, Davies (UPS). **Германия.** Untersontheim, 1858, Kemler (UPS). **Голландия.** Drente, Vezup, 1987, Bakker (UPS). **Канада.** Alberta, North Saskatchewan River Watershed, 1971, Wetmore (UPS). **Россия.** Европейская часть: Вологодская обл., 1942, Ruotsalo (H). **США.** Michigan, Cheboygan, 1977, Tibell, n° 7472 (UPS); Minnesota, Itasca Co., 1080, Wetmore, n° 42196 (UPS). **Финляндия.** Tavastia australis, Koski par., 1868, Norrlin (UPS). **Чехия.** Bohemia, 1961, Vězda (LE). **Швеция.** Gotland, 1878, Hulting (UPS); Närke, 1869, Blomberg (UPS); Södermanland, 1888, Blomberg (UPS), 1915, Du Rietz (UPS).

2. *Sphinctrina benmargana* Selva, Symb. Bot. Upsal. 34, 1: 21 (2004).

Т и п : США, «Arkansas, Newton Co., Boston Mountains, Ozark National Forest, Alum Cove Recreation Area, T14, R21W, Sect. 17», 1988, Harris, n° 21499 (US: голотип — non vidi).

Апотеции черные, блестящие, всегда на ножках, (0.19) 0.21–0.35 (0.44) мм выс. Головки апотециев субсферические или полусферические, (0.13) 0.13–0.19 (0.19) мм в диам. Эксципул хорошо развит, состоит из темно-коричневых, склеротизированных изодиаметрических клеток. При действии К красноватый цвет эксципула интенсифицируется. Ножки апотециев светлые у основания. Сумки (80.0) 80.9–92.5 (95.0) × (7.50) 7.16–9.06 (9.38) мкм. Споры 2-клеточные, (12.5) 13.7–16.5 (18.1) × (4.38) 5.48–7.08 (8.13) мкм, широкоэллипсоидные или веретеновидные, темно-коричневые, с бородавчатым орнаментом, хорошо заметным под световым микроскопом. Полузрелые споры покрыты тонкой желатинизированной оболочкой.

Иллюстрации: Selva (2004).

Таксономические особенности. Характеризуется апотециями на ножках, длинными сумками, 2-клеточными крупными спорами и обитанием на слоевище *Pertusaria*. *S. porrectula* и *S. pallidella* также характеризуются 2-клеточными спорами, однако отличаются более короткими сумками и более мелкими спорами. Кроме того, *S. porrectula* является сапрофитом на *Picea abies*.

Экология и распространение. Паразит или парасимбионт на *Pertusaria velata*. Известен только из типового местонахождения в США (Selva, 2004).

Примечание. Характеристика *S. benmargana* приведена по данным Selva (2004).

3. *Sphinctrina leucopoda* Nyl., Syn. Lich. 1: 144 (1860).

Т и п : США, «Virginia», Tuckerman (H-Nyl: голотип).

Синонимы:

Calicium kilemoriensis Larb. ex Leight., Trans. Linn. Soc. London, 2: 242 (1877). — Т и п : Великобритания, «Ireland, Connemara» (К: лектотип, предложен Löfgren, Tibell, 1979 — non vidi).

Sphinctrina turbinata * *pedata* Stenh., Öfvers. Förh. Kongl. Svenska Vetensk.-Akad. 4: 235 (1865). — Т и п : Швеция (UPS: лектотип, предложен Löfgren, Tibell, 1979).

Апотеции черные, блестящие, 0.2–0.4 мм выс., всегда на ножках, светлых у основания. Головки апотециев субсферические, 0.1–0.2 мм в диам. Эксципул хорошо развит, состоит из темно-коричневых, изодиаметрических клеток, 4–7 мкм в диам. Гипотеций образован светлыми изодиаметрическими клетками. Ножки апотециев прямые, состоят из периклиально ориентированных желатинизированных гиф. Снаружи ножка окружена слоем темно-коричневых склеротизированных изодиаметрических клеток. Все части апотеция К–. Сумки 30–45 × 4–6 мкм. Споры одноклеточные, 4–6.5 мкм в диам., субсферические, темно-коричневые, с гладкой желатинизированной оболочкой.

Иллюстрации: Löfgren, Tibell (1979); рис. 101 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется апотециями на светлых у основания ножках, одноклеточными, субсферическими, темными, относительно мелкими спорами с гладкой оболочкой. Экземпляры *S. turbinata* с развитыми ножками апотециев внешне напоминают *S. leucopoda*, однако *S. turbinata* отличается К+ реакцией эксципула.

Экология и распространение. Паразит или парасимбионт на слоевищах лишайников рода *Pertusaria*, реже на *Diploschistes* spp. и *Lecanora* spp., обычно на коре и древесине деревьев, иногда на скалах. Редкий, но широко распространенный вид. Находки известны в основном из Европы (Löfgren, Tibell, 1979; Tibell, 1999). Отмечен также для Северной (Zahlbruckner, 1922) и Южной Америки (Tibell, 1996b), Африки (Tibell, 2000) и Австралии (Tibell, 1987b).

Исследованные экзикаты. Harmand: Lich. Gall. 117 (BRA); Stenhammar: Lich. Suec. 220 (LE, UPS).

Исследованные образцы. **Великобритания.** Channel islands, Sark, Crombie (UPS). **Греция:** Attika, Mt. Pentalikon, 1955, Degelius (UPS). **Грузия.** Лагодехский р-н, Лагодехский заповедник, 1952, Савич (LE). **Испания.** Канарские острова, La Gomera, 2002, Hernandez-Padron, Perez de Paz, n° 5188 (UPS); Alava, Pena de Oqueta, 1959, Santesson, n° 13270 (UPS). **Люксембург.** Grand Duchy of Luxembourg Hoscheid, 1987, Diederich (UPS). **Россия.** *Дальний Восток:* Приморский край, Хасанский р-н, заповедник «Кедровая падь», 1965, Блюм (KW); Сахалинская обл., о. Сахалин, Поронайский р-н, Поронайский заповедник, 1996, Титов, n° 6177 (LE). **США.** California, Los Angeles Co., 1966, Santesson, n° 17329 (UPS); California, Santa Cruz Island, 1983, Bratt, n° 3032 (UPS). **Франция.** Corsica, Canton de Bonifacio, 1965, Lundqvist, n° 4446 (UPS). **Чехия.** Moravia, 1955, Vězda (UPS). **Швеция.** Småland, Femsjö par., 1851, Fries (UPS); Gotland, 1975, Tibell, n° 6135 (UPS).

4. *Sphinctrina pallidella* (Willey) Selva, Symb. Bot. Upsal. 34, 1: 21 (2004).

Базиним: *Calicium pallidellum* Willey, Enumeration of the Lichens found in New Bedford, Massachusetts and its vicinity: 35 (1892).

Т и п : США, «Massachusetts, New Bedford», Willey (US: голотип — non vidi).

Апотеции черные, блестящие, всегда на ножках, 0.3–0.5 мм выс. Головки апотециев субсферические или полусферические. Ножки апотециев коричневые, светлые у основания. Сумки 42.5–47.5 × 5 мкм. Споры 2-клеточные, (7.50) 7.54–8.85 (10.0) × (3.13) 3.44–4.65 (5.0) мкм, эллипсоидные, темно-коричневые, с гладкой желатинизированной оболочкой.

Иллюстрации: Selva (2004).

Таксономические особенности. Характеризуется апотециями на ножках, 2-клеточными мелкими спорами и обитанием на слоевище *Pertusaria*. *S. porrectula* и *S. benmargana* также характеризуются 2-клеточными спорами, однако отличаются крупными размерами спор. Кроме того, *S. porrectula* является сапрофитом на *Picea abies*.

Экология и распространение. Паразит или парасимбионт на *Pertusaria* spp. Известен только из типового местонахождения в США (Selva, 2004).

Примечание. Характеристика *S. benmargana* приведена по данным Selva (2004).

5. *Sphinctrina porrectula* Nyl., Flora, 57: 6 (1874).

Т и п : Финляндия, «Asikkala, Tavastia australis, Kaila», 1870, Norrlin (H-Nyl: голотип).

Апотеции черные, блестящие, всегда на ножках, 0.2–0.4 мм выс. Головки апотециев субсферические или полусферические, 0.07–0.12 мм в диам. Эксципул хорошо развит, снаружи покрыт слоем темно-коричневых, склеротизированных изодиаметрических клеток. Внутренняя часть эксципула сформирована более светлыми периклиально ориентированными гифами. Ножки апотециев черные, состоят из светлых периклиально ориентированных желатинизированных гиф. Сумки 40–54 × 3.5–5 мкм. Споры 2-клеточные, 3.7–5.3 × 3–5 мкм, эллипсоидные или веретеновидные, темно-коричневые, со слабо развитым орнаментом. Полузрелые споры покрыты тонкой желатинизированной оболочкой.

Иллюстрации: Löfgren, Tibell (1979).

Таксономические особенности. Характеризуется апотециями на ножках, 2-клеточными спорами и обитанием на *Picea abies*. *S. benmargana* и *S. pallidella* также характеризуются 2-клеточными спорами, однако отличаются размерами сумок и спор. Кроме того, последние два вида встречаются только на слоевище лишайников рода *Pertusaria*.

Экология и распространение. Известен только из типового местонахождения в Финляндии, где был обнаружен последний раз в 1890 г. (Löfgren, Tibell, 1979; Tibell, 1999).

Исследованные образцы. **Финляндия.** Голотип (H-Nyl).

6. *Sphinctrina tubaeformis* Massal., Mem. Lich.: 155 (1853).

Т и п : Италия, «Montello», 1851, Massalongo (VER: голотип — non vidi).

Апотеции черные, блестящие, сидячие, 0.15–0.35 мм выс. Головки апотециев субсферические или слегка удлинённые, 0.1–0.3 мм в диам. Эксципул хорошо развит, состоит из темно-коричневых, склеротизированных гиф. Все части апотеция К–. Сумки 56–75 × 7–9 мкм. Споры одноклеточные, 10–15 × 6.5–9 мкм, эллипсоидные, темно-коричневые, с бородавчатым орнаментом, хорошо заметным под световым микроскопом. Полузрелые споры покрыты тонкой желатинизированной оболочкой.

Иллюстрации: Löfgren, Tibell (1979); рис. 102 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется сидячими апотециями и относительно крупными, эллипсоидными, темными спорами с орнаментированной оболочкой.

Экология и распространение. Паразит или парасимбионт на слоевищах лишайников из рода *Pertusaria*, обычно встречается на коре и древесине деревьев. Редкий, но широко распространенный вид. Находки известны в основном из Европы (Löfgren, Tibell, 1979). Отмечен также для Алтая (Седельникова, 1990), Северной и Южной Америки (Zahlbruckner, 1922, Tibell, 1996b), Африки (Tibell, 2000) и Австралии (Tibell, 1987b).

Исследованные экзикаты. Harmand: Lich. Gall. 14 (H); Zwackh-Holzhausen: Lich. exs. 479 (UPS).

Исследованные образцы. **Грузия.** Боржомский р-н, Бакуриани, 1935, Окснер (UPS); Абхазия, Гудаутский р-н, оз. Рица, 1988, Титов, n° 1546 (LE). **Кабо-Верде:** Sao Nikolaus, Cachaka, 1988, Mies, n° 4792 (UPS). **Россия.** *Сибирь:* Тюменская обл., Тобольск, 1909, Ивановский (LE, UPS). **Япония.** Mutu, Simokita peninsula, 1957, Santesson, n° 56151 (UPS).

7. *Sphinctrina turbinata* (Pers. ex Fr.) de Not., Giorn. Bot. Ital. 2: 314 (1846).

Базиним: *Calicium turbinatum* Pers., Tent. Disp. Meth. Fung.: 59 (1797).

Т и п : без указания местонахождения (L: неотип, предложен Löfgren, Tibell, 1979 — non vidi).

Синонимы: *Lichen gelasinatus* With., Arr. Br. Pl. 4: 8 (1796). — Т и п : Великобритания (K: голотип — non vidi). — *Sphinctrina gelasinata* (With.) Zahlbr., Cat. Lich. Univ. 1: 654 (1922).

Апотеции черные, блестящие, 0.2–0.4 мм выс., на коротких ножках или сидячие. Головки апотециев субсферические, 0.2–0.4 мм в диам. Эксципул хорошо развит, 50–80 мкм толщ., состоит из красновато-коричневых, периклиально ориентированных гиф. Гипотеций образован светлыми изодиаметрическими клетками. Ножки апотециев прямые, состоят из периклиально ориентированных желатинизированных гиф. Снаружи ножка окружена слоем желатинизированных клеток. При действии К красноватый цвет эксципула интенсифицируется. Сумки 40–50 × 5–7 мкм. Споры одноклеточные, 5–7 мкм в диам., субсферические, темно-коричневые, с ареолированной оболочкой. Орнамент спор хорошо заметен под световым микроскопом.

Иллюстрации: Löfgren, Tibell (1979); рис. 103 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется часто сидячими апотециями, одноклеточными, субсферическими, темными спорами с ареолированной оболочкой и К+ реакцией эксципула.

Экология и распространение. Паразит или парасимбионт на слоевищах лишайников из рода *Pertusaria*, чаще всего — *Pertusaria pertusa*, на коре и древесине деревьев. Циркумпольно распространен в умеренной зоне Голарктики, в океанических регионах. Известен главным образом из Европы (Löfgren, Tibell, 1979; Tibell, 1999). Отмечен для европейской части России (Ромс, 1975; Голубков, Титов, 1990; Херманссон, 1997; Пыстина, 2001), Северного Кавказа (Криворотов, 1997), Белоруссии (Томин, 1956; Голубков, Титов, 1990), Украины (Окснер, 1956б; Макаревич, 1963; Ромс, 1975; Макаревич и др., 1982), Дальнего Востока России (Чабаненко 1990; Титов, 1991а) и Камчатки (Микулин, 1987; Titov, Kuznetsova, Himelbrant, 2004). Известен также из Японии (Tibell, Thor, 2003), Китая (Вэй, Титов, 2001), Северной Америки (Zahlbruckner, 1922; Fink, 1935; Tibell, 1975; Esslinger, Egan, 1995) и Африки (Nylander, 1854; Tibell, 2000).

Исследованные экзипаты. Anzi: Lich. Ital. 46 (UPS); Cretzoiu: Lich. Rom. 51 (BRA); Fries: Lich. Suec. 63 (UPS); Fries: Lich. Eur.: 219 (LE); Harmand: Lich. Loth. 145 (UPS); Krypt. exs. 351 (LE); Nádvorník: Cal. exs. 8 (BRA, UPS); Reichenbach, Schubert: Lich. exs. 2 (LE); Stenhammar: Lich. Suec. 219 (LE, UPS); Tibell: Cal. exs. 48, 149, 199, 224 (LE); Zwackh-Holzhausen: Lich. exs. 743 (UPS).

Исследованные образцы. **Австрия.** In monte Burgstein, Baumgartner (LE). **Белоруссия.** Пригубская равнина, 1985, Голубков (MSK). **Греция.** Rodos, 1978, Löfgren, n° 151 (UPS). **Испания.** Algarve, 1931, Degelius (UPS); Alava, 1983, Santesson, n° 30808 (UPS). **Канада.** Ontario, Thunder Bay, 1972, Tibell, n° 5294 (UPS). **Китай.** Гири, 1994, Титов, n° 5023 (LE). **Ливия.** Cyrenaica, Lamludah, 1983, Thor, n° 3294 (LE). **Люксембург.** Berdorf, 1980, Sérusiaux, n° 2287 (UPS). **Португалия.** Beira Litoral, 1980, Löfgren, 767 (UPS). **Россия.** Северный Кавказ: Краснодарский край, Адыгейская АО, Апшеронский р-н, Камышанова поляна, 1982, Титов, n° 457, 498 (LE). Сибирь: Тюменская обл., Березовский уезд, 1909, Сукачев (LE). Дальний Восток: Приморский край, Тернейский р-н, Сихоте-Алиньский заповедник, 1981, Скирина (VLA); Хабаровский край, Верхне-Буреинский заповедник, 1990, Титов, n° 3742 (LE); Сахалинская обл., о. Кунашир, 1965, Блюм (KW), 1989, Титов, n° 2356 (LE); Камчатка, Елизовский р-н, Кроноцкий заповедник, 1982, Микулин, n° 1-096 (LE,

VLA); Усть-Камчатский р-н, зап. склон вулкана Шивелуч, 2002, Гимельбрант, Кузнецова (LE). **США.** Michigan, Mackinac, 1977, Tibell, n° 7419 (UPS); Maine, Nesourdnaunk Township, 1997, Tibell, n° 21494 (UPS); Minnesota, St. Louis Co., 1986, Wetmore, n° 57568 (UPS). **Франция.** Cotes-du-Nord, 1954, Santesson, n° 10218 (UPS). **Япония.** Hokkaido, Kitami, Esashi-gun, 1995, Thor, n° 14214 (UPS).

Род 7. *STENOCYBE* (Nyl.) Koerb.

Syst. Lich. Germ.: 306 (1855)

Т и п : *Stenocybe major* Nyl., Bot. Not.: 84 (1854).

Синонимы: *Calicium* subgen. *Stenocybe* Nyl., Mem. Soc. Sci. Nat. Cherbourg, 3: 167 (1855) — nomen nudum.

Литература: Nádvorník (1941a), Schmidt (1970b), Tibell (1984b, 1999), Титов (1998б), Титов, Давыдов, Урбанавичене (2002).

Собственное лишенизированное слоевище не образуется, фотобионт отсутствует. Апотеции черные, на ножках, без налета. Головки апотециев от сферических до обратнойцевидных и обратноконусовидных, мазедий не развивается. Эксципул хорошо развит, состоит из коричневых, периклиально ориентированных гиф. Ножка состоит из темно-коричневых, периклиально ориентированных гиф. Сумки цилиндрические, 70–150 мкм дл., образуются из аскогенных гиф через стадию крючка. Сумки имеют апикальное утолщение, наиболее хорошо заметное на полужрелой стадии развития сумок. Споры 4–7-клеточные, эллипсоидные или веретеновидные, от бесцветных до коричневых, гладкие или с бородавчатым орнаментом.

Анаморфы неизвестны.

Вторичных лишайниковых веществ не обнаружено.

Виды рода встречаются как сапрофиты на коре и тонких веточках деревьев, иногда на мхах, в большинстве случаев во влажных и затененных местообитаниях. Представители рода широко распространены на территории лесной зоны Голарктики в холодно-умеренных областях.

В мире насчитывается 9 видов рода *Stenocybe*, из них 8 обитают в Голарктике. *S. major* Nyl. ex Koerb. и *S. pullatula* (Ach.) Stein циркумпольно распространены в Голарктике, *S. flexuosa* Selva et Tibell имеет азиатско-американский ареал, *S. bryophila* Walt. Watson известен только из Западной Европы, *S. clavata* Tibell и *S. fragmenta* E.B. Peterson et Rikkinen встречаются только в Северной Америке, *S. montana* Titov известен только из Тибета, *S. septata* (Leight.) Massal. распространен в Западной Европе, 1 местонахождение известно в Африке и 1 — в Японии, 1 вид — *S. bartlettii* Tibell — эндемичен для Новой Зеландии.

Ключ для определения известных в мире видов *Stenocybe*
(знаком «*» отмечены виды, не обнаруженные в Голарктике)

1. На коре хвойных деревьев 6.
- На других субстратах 2.

2. На печеночных мхах (*Plagiochila*, *Frullania*), в океанических регионах Зап. Европы *S. bryophila*.
— На других субстратах 3.
3. Сумки более 200 мкм дл., споры более 20 мкм 4.
— Сумки менее 100 мкм дл., споры 11–17 × 4–5 мкм; циркумполярно распространен в лесной зоне Голарктики, на *Alnus*, иногда на других породах *S. pullatula*.
4. Сумки 110–150 мкм дл., споры 20–30 × 6–7 мкм; на *Cercocarpus* в аридных условиях северо-запада Сев. Америки *S. fragmenta*.
— Сумки более 170 мкм дл., споры более 35 мкм дл. 5.
5. Сумки 280–330 мкм дл., споры 50–60 × 20–25 мкм; в океанических регионах Зап. Европы, в Японии и Южн. Африке, на *Ilex*, иногда других породах *S. septata*.
— Сумки 170–200 мкм дл., споры 35–45 × 11–14 мкм, в Новой Зеландии на *Weinmannia*, иногда других породах *S. bartlettii**.
- 6 (1). Сумки 230–300 мкм дл., споры 3–7-клеточные; на западе Сев. Америки, на *Tsuga* и *Pseudotsuga* *S. clavata*.
— Сумки 140–180 мкм дл., споры 4-клеточные 7.
7. Апотеции менее 1 мм, споры темно-коричневые, 30–50 × 12–14 мкм; в Восточном Тибете на *Abies* *S. montana*.
— Апотеции более 1 мм, споры светло-коричневые, до 30 мкм дл. 8.
8. Апотеции сильно изогнуты, споры широкоэллипсоидные, 20–28 × 8–9 мкм; на *Picea*, циркумполярно распространен в бореальной зоне Голарктики *S. flexuosa*.
— Апотеции в основном прямые, споры узкоэллипсоидные, 19–32 × 5–7 мкм; на *Abies* и *Tsuga*, циркумполярно распространен в бореальной зоне Голарктики *S. major*.

1. *Stenocybe bryophila* Walt. Watson, London J. Bot. 65: 130 (1925).

Т и п : Великобритания, «Caernarvonshire, near Llanberis», 1924, Watson (BM: лектотип, предложен Tibell, 1999 — non vidi).

Взрослые апотеции около 1 мм выс., темно-оливковые, без налета, блестящие. Головки апотециев обратноконические, с сильно утолщенным по краю эксципулом, 0.4–0.5 мм в диам. Эпитеций и гимений светлые. Гипотеций темно-коричневый. Эксципул по краю достигает толщины 140–180 мкм, состоит из коричневых склеротизированных во внутренних слоях и желатинизированных в наружных слоях гиф. У основания эксципул около 40–50 мкм толщ., также состоит из двух слоев. Ножки апотециев прямые, 0.2–0.3 мм в диам., оливковые, более светлые у основания, в наружных слоях состоят из слегка переплетенных светлых гиф, во внутренних слоях из темно-коричневых, в основном периклиналино ориентированных гиф. Все части апотециев К–, Н–. Сумки длинные, 150–200 × 15–17 мкм, цилиндриче-

ские. Споры 4-клеточные, широкоэллипсоидные, коричневые, с боков споры светлее, 30–35 × 12–15 мкм. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая.

Иллюстрации: Tibell (1999); рис. 104 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется оливковыми или свинцового цвета апотециями, сильно утолщенным по краю эксципулом, крупными 4-клеточными гладкими спорами и обитанием на печеночных мхах. Внешне напоминает *S. septata*, однако последний вид отличается более крупными 3–7-клеточными спорами, более длинными сумками и обитанием на коре лиственных деревьев.

Экология и распространение. Сапрофит или паразит на печеночных мхах родов *Plagiochila* и *Frullania*, обитающих на скалах во влажных и затененных местообитаниях в регионах с океаническим климатом. Высота: 0–200 м над ур. м. Редкий вид, известны лишь отдельные местонахождения в Норвегии (Ovstedal, Velve, 1967), Великобритании (Watson, 1925; Smith, 1926; Purvis et al., 1992) и Макаронезии (Tibell, 1999).

Исследованные образцы. **Великобритания.** Wales, Merioneth, Rhaiadr Du, 1931, Jones (H), 1954, Evans, Green, Jones, Persson (UPS); Ireland, Kerry, 1982, Jörgensen, 9106 (UPS); Scotland, Argyll, 1976, Tibell, n°n° 6621, 6622 (UPS). **Португалия.** Madeira, Casa das Queimadas, 1969, Tibell, n° 3635 (UPS). **Норвегия.** Hordaland, 1978, Tibell, n° 8053 (UPS).

2. *Stenocybe clavata* Tibell, Bryologist, 94, 4: 431 (1991c).

Т и п : США, «Washington, Scamania Co., Gifford Pinchot National Forest», 1989, Thor, n° 8352 (S: голотип — non vidi); Канада, «British Columbia, Vancouver island, Victoria», 1972, Tibell, n° 5150 (UPS: паратип).

Взрослые апотеции длинные, 1–2 мм выс., черные, без налета, блестящие. Головки апотециев обратноконические, зауженные по краю эксципула, 0.25–0.35 мм в диам., иногда до 0.7 мм в диам. Гипотеций светлый, содержит множество бесцветных масляных включений. Эксципул 40–60 мкм толщ. Эксципул состоит из 8–12 слоев гиф, гифы внутренних слоев гиалиновые, периклиналино ориентированные, гифы наружных слоев эксципула темно-коричневые, по краю эксципула антиклиналино направленные. Ножки апотециев прямые или изогнутые, редко разветвленные, 0.07–0.09 мм в диам., черные. Ножки состоят из переплетенных, периклиналино ориентированных, темно-коричневых склеротизированных гиф. Все части апотециев К–, Н–. Сумки длинные, 230–300 × 12–17 мкм, цилиндрические, апикальное утолщение полужелтых сумок с коротким и широким каналом. Споры 3–7-клеточные, эллипсоидные или веретеновидные, темно-коричневые, с боков более светлые, 40–50 × 10–15 мкм. Оболочка и перегородки спор сильно утолщены. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая, под СЭМ различим слабо развитый орнамент.

Иллюстрации: Tibell (1991c); рис. 105 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется крупными апотециями, длинными сумками и крупными, 3–7-клеточными гладкими спорами. Вид близок к *S. flexuosa* и *S. major*, однако последние отличаются более мелкими 4-клеточными спорами.

Экология и распространение. Паразит-сапрофит на коре *Pseudotsuga menziesii* и *Tsuga heterophylla*, во влажных местообитаниях. Известен только из Северной Америки, где встречается в лесах тихоокеанского побережья от Аляски до штата Вашингтон. Высота: 150–1000 м над ур. м. (Tibell, 1991c; Esslinger, Egan, 1995; Selva, Tibell, 1999).

Исследованные образцы. **Канада.** Паратип (UPS); British Columbia, Vancouver island, Victoria, 1972, Tibell, n° 5056 (UPS).

3. *Stenocybe flexuosa* Selva et Tibell, Bryologist, 102, 3: 395 (1999).

Т и п : Канада, «Nova Scotia, Inverness county, North Aspy Fault Natural Reserve», 1995, Selva, n° 6627 (UMFK: голотип — non vidi).

Взрослые апотеции длинные, (0.8) 1.5–2.5 (3.5) мм выс., черные или темно-коричневые, без налета, блестящие, часто сильно изогнутые. Головки апотециев от обратноконических до почти сферических, (0.12) 0.15–0.21 (0.25) мм в диам. Эпитеций 8–10 мкм толщ., коричневый. Гимений и гипотеций светлые, гипотеций 40–60 мкм выс. Эксципул 10–15 мкм толщ., темно-коричневый, состоит из 4–6 слоев периклиально ориентированных склеротизированных гиф. Ножки апотециев изогнутые, (0.04) 0.06–0.08 (0.10) мм в диам., от черных до темно-коричневых. Ножки состоят из темно-коричневых гиф, в основном периклиально ориентированных. Все части апотециев К–, Н–. Сумки (140) 154–166 (180) × (8.2) 9.4–10.2 (11.0) мкм, цилиндрические, с однообразно утолщенным апексом. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклиально или слегка наклонно ориентированы, 4-клеточные, широкоэллипсоидные, коричневые, (18.6) 20.0–28.2 (35.5) × (7.6) 8.4–9.2 (10.0) мкм. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая, под СЭМ различим слабо развитый орнамент.

Иллюстрации: Selva, Tibell (1999); рис. 106 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется длинными апотециями на извилистых ножках, 4-клеточными, широкоэллипсоидными спорами, а также обитанием на *Picea* spp. Близок к *S. major*, однако последний отличается более короткими, как правило, прямыми апотециями, более узкими спорами и обитанием на *Abies* и *Thuja* spp.

Экология и распространение. Паразит-сапрофит на *Picea* spp., встречается на коре и тонких веточках во влажных и затененных местообитаниях. Был собран на *Picea ajanensis*, *P. glauca*, *P. pumila* и *P. rubens*. Высота: 600–1300 м над ур. м. Широко распространен в бореальной зоне Северной Америки (Selva, Tibell, 1999), известен также с Дальнего Востока России (Титов, Давыдов, Урбанавичене, 2002) и из Скандинавии (Santesson et al., 2004).

Исследованные экзипаты. Tibell: Cal. exs. 225 — как *Stenocybe major* (LE).

Исследованные образцы. **Россия. Дальний Восток:** Хабаровский край, Верхне-Буреинский р-н, Буреинский заповедник, 1990, Титов, n°n° 3111, 3117, 3706 (LE).

4. *Stenocybe fragmenta* E.B. Peterson et Rikkinen, Mycologia, 90, 6: 1087 (1998).

Т и п : США, «New Mexico», 1997, Peterson, n° 2527 (US: голотип — non vidi; OSC, LE: изотипы).

Взрослые апотеции 0.3–0.5 мм выс., без налета, блестящие. Головки апотециев обратноконические, 0.06–0.2 мм в диам. Эпитеций, гимений и гипотеций светлые. Эксципул 10–20 мкм толщ., по краю сужен. Эксципул состоит из 4–5 слоев периклиально ориентированных коричневых гиф. Ножки апотециев прямые, 0.04–0.06 мм в диам., оливково-коричневые. Ножки состоят из коричневых склеротизированных гиф, в основном периклиально ориентированных. Все части апотециев К–, Н–. Сумки 110–150 × 6–8 мкм, цилиндрические, с однообразно утолщенным апексом. Споры 5–7-клеточные, узкоэллипсоидные, коричневые, 20–30 × 6–7 мкм. В процессе созревания спор появляются перетяжки в местах перегородок, что приводит к их фрагментации на отдельные клетки после освобождения из сумок. Поверхность спор под световым микроскопом со слабо развитым орнаментом.

Иллюстрации: Peterson, Rikkinen (1998); рис. 113 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется мелкими апотециями на светлых ножках, 5–7-клеточными гладкими спорами, распадающимися на отдельные клетки к моменту созревания, а также обитанием в аридных условиях.

Вид описан главным образом на основании распадающихся на отдельные клетки спор, однако это явление иногда наблюдается и у других видов микокалицевых грибов при созревании спор, а также в случае отмирания плодовых тел. Тем не менее, морфологические признаки и особенности экологии позволяют рассматривать *S. fragmenta* как самостоятельный вид.

Экология и распространение. Паразит-сапрофит на тонких веточках *Cercocarpus montanus* и *Rhamnus purshiana* в аридных местообитаниях. Известен только из Северной Америки, где встречается в сосново-дубовых лесах тихоокеанского побережья в Орегоне и Нью-Мексико. Высота: 100–1900 м над ур. м. (Peterson, Rikkinen, 1998).

Исследованные образцы. **США.** Изотип (LE, OSC).

5. *Stenocybe major* Nyl. ex Koerb., Syst. Lich. Germ.: 306 (1855).

Т и п : Германия (H-Nyl: лектотип, предложен Clements, Shear, 1931 — non vidi).

Синонимы: *Calicium eusporum* Nyl., Actes Soc. Linn. Bordeaux, 21: 278 (1857). — Т и п : Германия (H-Nyl: голотип). — *Stenocybe euspora* (Nyl.) Anzi, Cat. Lich. Sondr.: 77 (1860).

Взрослые апотеции длинные, (0.8) 1.0–1.2 (1.5) мм выс., черные или темно-коричневые, без налета, блестящие. Головки апотециев обратноконические, узкие, (0.08) 0.10–0.12 (0.15) мм в диам. Эпитеций коричневый. Гимений и гипотеций светлые, гипотеций 40–50 мкм выс. Эксципул 10–15 мкм толщ., темно-коричневый, состоит из 4–6 слоев периклиально ориентированных склеротизированных гиф. Ножки апотециев прямые или слегка изогнутые, (0.04) 0.05–0.06 (0.08) мм в диам., от черных до коричневых. Ножки состоят из переплетенных коричневых гиф, в основном периклиально ориентированных. Все части апотециев К–, Н–.

Сумки (140) 145–155 (170) × (8.0) 9.4–10.4 (12.0) мкм, цилиндрические, с однообразно утолщенным апексом. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклиально или слегка наклонно ориентированы, 4-клеточные, эллипсоидные, однотонно-коричневые или часто мозаично окрашенные светлыми и темными тонами, (17.4) 18.6–32.82 (42.1) × (4.9) 5.2–6.8 (8.5) мкм. Перегородки спор темнее, чем латеральная область. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая, под СЭМ различим слабо развитый орнамент.

Иллюстрации: Nádvořík (1941), Schmidt (1970), Титов (1986с); рис. 107 (вклеяка).

Таксономические особенности. Характеризуется относительно высокими апотециями, 4-клеточными эллипсоидными гладкими спорами, а также обитанием на *Picea* spp. Близок к *S. flexuosa*, однако последний отличается более длинными, как правило, изогнутыми апотециями и более широкими спорами.

Экология и распространение. Паразит-сапрофит на коре *Abies* spp., обычно во влажных местобитаниях в холодно-умеренных широтах. Циркумпольно распространен в бореальной зоне Северного полушария. В Голарктике был собран на *Abies alba*, *A. balsamea*, *A. europaea*, *A. lasiocarpa*, *A. nephrolepis*, *A. sachalinensis* и *A. sibirica*. Высота 400–2000 м над ур. м. Отмечен для Великобритании (Leighton, 1871), Франции (Harmand, 1905), Испании (Etayo, 1988; Llimona, Hladun, 2001), Центральной и Восточной Европы (Nylander, 1855, 1857a; Arnold, 1874; Sydow, 1887; Saccardo, 1889; Rehm, 1891; Magnus, 1905; Clements, Shear, 1931; Lettau, 1940; Schmidt, 1970b), Италии (Anzi, 1860; Jatta, 1909), Украинских Карпат (Nádvořík, 1941), Белоруссии (Томин, 1956), севера европейской части России (Херманссон, 1997), Сибири (Титов, 1985б, 1990а; Седельникова, 1996; Урбанавичене, 1998). Широко распространен в бореальной зоне Северной Америки (Fink, 1935; Tibell, 1975; Thomson, 1984; Selva, 1988; Esslinger, Egan, 1995; Selva, Tibell, 1999).

Исследованные экзикаты. Erbar.: Crytlog. Ital. 388 (LE); Harmand: Lich. Gall. rar. exs. 150 — как *Calicium eusporum* (H); Lojka: Lich. Univers. 103 (BP); Nádvořík: Cal. exs. 14 (BRA, H, UPS); Rabenhorst: Lich. europ. 967 (H); Tibell: Cal. exs. 150 (LE); Steiner: Lich. Karinthiae exs. 172 (UPS).

Исследованные образцы. **Австрия.** Salisburgia, Pongau, 1986, Тьрк (BRA). **Германия.** Baden-Württemberg, 1897, Zastler (LE). **Италия.** Valsesia, Carestia (LE). **Канада.** British Columbia, Manning Provincial Park, 1972, Tibell, n° 5033 (UPS), Glacier National Park, 1972, Tibell, n° 4987 (UPS), Wells Gray Provincial Park, 1972, Tibell, n° 5204 (UPS); Ontario, Thunder Bay, 1972, Tibell, n°n° 5299, 5376 (UPS), Pic Township, 1972, Tibell, n° 5388 (UPS), Slate Island, 1977, Wetmore, n° 28973 (UPS); New Brunswick, Kouchibouguad National Park, 2001, Koffman, n° 382 (UPS). **Польша.** Woj. Bielskie, Beskid Zywiecki, 1964, Nowak, n° 16592 (LRAM-L). **Россия.** Европейская часть: Республика Коми, Троицко-Печорский р-н, 1993, Херманссон, n° 3571 (UPS). Сибирь: Саяны, Саяно-Шушенский заповедник, 1984, Титов, n°n° 819, 1009 (LE); Бурятия, Байкальский заповедник, 1983, Титов, n° 710 (LE), Баргузинский заповедник, 1983, Титов, n°n° 550, 595, 605, 608, 609, 678 (LE). Дальний Восток: о. Сахалин, Поронайский заповедник, 1996, Титов, n°n° 6184, 6191 (LE).

Словакия. Dobšinka Jaskyna, 1935, Nádvořík (BRA). **США.** Maine, Fort Kent Township, 1997, Tibell, n° 21430 (UPS); Minnesota, Cook Co., 1980, Wetmore, n° 42048 (UPS), 1986, Wetmore, n° 57284 (UPS). **Украина.** Закарпатская обл., Перечинский р-н, Polonina Rovna, Lumšur, 1935, Nádvořík (BP, BRA); Černa gora, 1935, Nádvořík (BRA); Volove, monte Bološniak, 1936, Nádvořík (BRA). **Чехия.** Bohemia, Jižerske hory, 1947, Nádvořík (BRA).

6. *Stenocybe montana* Titov sp. nov.

Saprophyticum vel parasiticum supra *Abies*. Algae in substrato absentes. Apothecia parva, 0.5–0.8 mm alta, nigra, epruinosa. Capitula apotheciorum obconica, nigra, 0.1–0.15 mm diametro. Hymenium et hypothecium pallida-brunnea. Excipulum brunneum, e hyphis periclinalibus constans, 12–15 µm crassum. Stipes rectus, 0.05–0.06 mm diametro, e hyphis periclinaliter ordinatis formatus. Asci 160–180 × 8–10 µm, cylindrici, apice incrassatio canali non penetrati. Sporae 3-septatae, leviter fusiformae, obscure fuscae, 30–50 × 12–14 µm, laeves. Septis valde inaequaliter incrassates. Lumina apicalia sporae pallida. Apothecia K–, H–.

Т и п : Китай, Сычуань, Тибетский автономный округ, около пос. Жимей, западный склон горы Гонгга, около 3600 м над ур. м., в пихтово-дубовом лесу, на коре *Abies forrestii* во влажном и затененном местообитании, 1999, Титов, n° 6711 (L-HMAS: голотип; LE, UPS: изотипы).

Взрослые апотеции мелкие, 0.5–0.8 мм выс., черные, без налета, блестящие. Головки апотециев обратноконические или обратнойцевидные, узкие, 0.10–0.15 мм в диам. Эпитеций, гипотеций и эксципул светло-коричневые, эксципул состоит из 4–6 слоев периклиально ориентированных гиф. Ножки апотециев прямые, 0.05–0.06 мм в диам., черные. Все части апотециев K–, H–. Сумки 160–180 × 8–10 мкм, цилиндрические, с однообразно утолщенным апексом. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклиально или слегка наклонно ориентированы, 4-клеточные, веретеновидные, темно-коричневые, 30–50 × 12–14 мкм, с боков споры светлее, образуют прозрачные окончания с обеих сторон. Септы спор сильно и неравномерно утолщены.

Иллюстрации: рис. 108 (вклеяка).

Таксономические особенности. Характеризуется мелкими, черными апотециями, длинными сумками, 4-клеточными, веретеновидными, темно-коричневыми спорами со светлыми окончаниями, а также обитанием на *Abies*. По форме и размеру спор близок к *S. septata*, однако последний отличается более крупными апотециями с сильно утолщенным и вогнутым внутрь эксципулом, а также обитанием на коре лиственных деревьев.

Экология и распространение. Паразит-сапрофит на коре *Abies forrestii*, в затененных местообитаниях. Высота около 3600 м над ур. м. Известен только из типового местонахождения в Китае (Titov, 2001; Вэй, Титов, 2001).

Исследованные образцы. **Китай.** Сычуань, Тибетский автономный округ, западный склон горы Гонгга, 1999, Титов, n°n° 6711 (голотип), 6794 (L-HMAS, LE).

7. *Stenocybe pullatula* (Ach.) Stein in Cohn, Kryptogamen-Flora von Schlesien, 2: 298 (1879).

Базионим: *Calicium pullatulum* Ach., Kongl. Vetensk. Acad. Handl.: 121 (1816).

Т и п : Швеция, «Habitat in Svecia supra corticem ramorum Alni. Fries.» (H-Ach 475, UPS-Ach 1216: синтипы, в состоянии, непригодном для исследования); Швеция, «Uppland, Älvkarleby par., Storön, 1942, Ahlner (UPS: неотип, предложен Tibell, 1987a).

Синонимы: *Calicium byssaceum* Fr., Schedulae criticae de Lichenibus Suecanis, 1: 6 (1824). — Т и п : Швеция (UPS: голотип). — *Stenocybe byssacea* (Fr.) Koerb., Syst. Lich. Germ.: 307 (1855).

Взрослые апотеции мелкие, (0.3) 0.4–0.5 (0.8) мм выс., черные, без налета, блестящие, часто на разветвленных ножках с несколькими головками. Головки апотециев от обратноконических до удлинено-эллипсоидных и почти сферических, (0.08) 0.09–0.10 (0.12) мм в диам. Эпитеций коричневый, 4–6 мкм толщ. Гимений и гипотеций светлые, гипотеций гиалиновый, состоит из периклиально ориентированных гиф. Эксципул 8–10 мкм толщ., коричневый, состоит из 4–7 слоев периклиально ориентированных склеротизированных гиф. Ножки апотециев прямые или изогнутые, (0.01) 0.02–0.02 (0.03) мм в диам., состоят из слегка переплетенных, коричневых, склеротизированных гиф, в основном периклиально ориентированных. Снаружи ножки окружены чехлом из желатинизированных клеток 3–5 мкм толщ. Все части апотециев К–, Н–. Сумки (80) 85–95 (100) × (4.0) 4.0–6.0 (8.5) мкм, цилиндрические, с однообразно утолщенным апексом. Споры расположены в сумках в 1 ряд, периклиально или слегка наклонно ориентированы, 1–4-клеточные, узкоэллипсоидные, светло-коричневые, (11.6) 12.2–16.6 (17.8) × (2.5) 4.2–5.8 (6.5) мкм. Поверхность спор под световым микроскопом гладкая, под СЭМ различим слабо развитый орнамент.

Иллюстрации: Nádvořník (1941b), Schmidt (1970b), Титов (1986с), Tibell (1999); рис. 109 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется мелкими апотециями на обычно разветвленных ножках, узкоэллипсоидными светлыми гладкими спорами, долго остающимися одноклеточными, а также обитанием на *Alnus* spp.

Экология и распространение. Сапрофит или паразит на коре и тонких веточках *Alnus* spp., иногда других пород лиственных деревьев, обычно во влажных местообитаниях в холодно-умеренных широтах. Наиболее распространенный вид микокалицевых грибов в зарослях мелколиственных деревьев в долинах рек и ручьев. Циркумполярно распространен в Голарктике, преимущественно в регионах с океаническим климатом. Был собран на *Alnus incana*, *A. glutinosa*, *A. rubra*, *A. rugosa*, *A. sinuata*, *A. viridis*, *Corylus avellana*, *Salix glauca*. Высота 0–2000 м над ур. м. Отмечен для Скандинавии (Acharius, 1816; Fries, 1824; Vainio, 1927; Tibell, 1999), Прибалтики (Brenner, 1886; Randlane, Saag, 1999), Великобритании (Leighton, 1871; Smith, 1921; Purvis et al., 1992), Испании (Sarrion et al., 1999; Llimona, Hladun, 2001), Германии (Sydow, 1887; Migula, 1930; Keissler, 1938; Erichsen, 1942, 1957; Schmidt, 1970b; Wirth, 1995), Центральной и Восточной Европы (Szatala, 1922; Nádvořník, 1932; Окснер, 1956б; Макаревич, 1963; Ромс, 1975;

Макаревич и др., 1982), европейской части России (Norrlin, 1876; Vainio, 1881, 1927; Nylander, 1882; Голубкова, 1966; Херманссон, 1997; Гимельбрант, Мусякова, Титов, 2001а; Урбанавичене, 2005), Крыма (Титов, 1998а), Сибири (Vainio, 1928; Седельникова, 1990), Монголии (Голубкова, 1981), Китая (Вэй, Титов, 2001), Северной Америки (Fink, 1935; Tibell, 1975; Selva, 1988; Esslinger, Egan, 1995; Selva, Tibell, 1999).

Исследованные экзикаты. Anzi: Lich. Lang. exs. 264 — как *Stenocybe byssacea* (UPS); Arnold: Lich. Mon. exs. 314, 315 — как *Stenocybe byssacea* (BP, LE); Flora exs. Austro-Hung. 2766 — как *Stenocybe byssacea* (BP, LE); Fries: Lich. Suec. 12 — как *Calicium byssaceum* (LE); Fries: Lich. Scand. 48 — как *Calicium byssaceum* (LE); Havaas: Lich. exs. Norv. 345 (H); Krypt. exs. 173 — как *Stenocybe byssacea* (LE); Krypt. exs. Vindobonensi 3917 (BP); Magnusson: Lich. sel. scand. exs. 26 (H, LE); Nádvořník: Cal. exs. 3 (BRA, UPS); Plantae graecenses 107 (H); Rabenhorst: Lich. exs. 103 — как *Stenocybe byssacea* (LE); Räsänen, Hakulinen: Lich. Fenn. 543, 995, (H, LE), 1073 (BP); Räsänen: Lich. Fenn. exs. 995 (BP); Rehm: Ascomyceten 1363 — как *Stenocybe byssacea* (LE); Reliquiae suzaianae 11 (H); Steiner: Lich. Karinthiae exs. 86 — как *Stenocybe byssacea* (UPS); Suza: Lich. Bogemosl. exs. 31 (LE); Tibell: Cal. exs. 49 — как *Stenocybe byssacea* (LE).

Исследованные образцы. **Австрия.** Carinthia, Worther-See, Steiner (BP, LE). **Белоруссия.** Полоцкая низина, 1980, Голубков (LE, MSK). **Великобритания.** Wales, 1924, Joneset (BP, LE); Ireland, Tyrone Co., Cookstone, 1952, Magnusson (UPS); Scotland, Ross, 1966, Dunkan (LE), East Inverness, Guisachan forest, 1976, Tibell, n° 6447 (UPS), East Inverness, Affric forest, 1976, Tibell, n° 6517 (UPS), East Inverness, Argyll, Glen craegan, 1976, Tibell, n° 6588 (UPS). **Германия.** Flensburg, 1929, Erichsen (UPS). **Италия.** Valle-Tellina, Lazuollo, Anzi (UPS). **Канада.** British Columbia, Vancouver Island, 1972, Tibell, n° 5102 (UPS). **Китай.** Гирин, заповедник Чангбайшан, 1984, Титов, n° 6201 (LE). **Польша.** Woj. Kieleckie, 2001, Donica (KTC); Puszcza Knyszynska, 1999, Gieslinski (KTC); Karpaty, woj. Nowosadeskie, Beskid sadeski, Gorce, 1966, Glanc, n° 28133 (KRAM-L); Woj. Tarnowskie, Beskid Niski, 1961, Nowak, n° 7044 (KRAM-L); Woj. Bielskie, Beskid Makowski, 1966, Nowak, n° 43202 (LRAM-L); Beskid mali, 1961, Nowak, n° 7044 (KRAM-L), 1974, Nowak, n° 24847 (KRAM-L). **Россия.** *Европейская часть:* Мурманская область, Печенгский р-н, пос. Луостари, 1981, Титов, n°n° 750, 808 (LE); Архангельская область, 1917, Савич (LE); Карелия, 2001, Жданов (LE); Ленинградская обл., 1926, Suza (LE), 1980, Титов, n° 3 (LE), 1995, Шабулин (LE); Псковская обл., 1981, Титов, n°n° 776, 777 (LE); Республика Коми, пос. Сыктывдинский, 1994, Херманссон, n° 3851 (UPS). *Северный Кавказ:* Краснодарский край, Адыгейская АО, Апшеронский р-н, Камышанова поляна, 1982, Титов, n°n° 496, 513 (LE). *Сибирь:* Красноярский край, Енисейск, 1876, Brenner (H, UPS). *Дальний Восток:* Приморский край, Лазовский р-н, Лазовский заповедник, 1990, Титов, n°n° 4211, 4235, 4243, 4295, 4301, 4302, 4306, 4521 (LE), 1991, Tibell, n° 19337 (LE, UPS), Уссурийский р-н, Уссурийский заповедник, 1984, Титов, 1523 (LE); о. Сахалин, Поронайский заповедник, 1996, Титов, n° 6159 (LE); о. Кунашир, 1989, Титов, n° 2772 (LE); Камчатка, Козыревский р-н, Козыревск, 1984, Титов, n°n° 1320, 1400 (LE). **Румыния.** Ploiesti, Bucegi Mountains, 1969, Tibell, n° 4043 (KRAM-L); 1969, Tibell, n° 4043 (UPS). **Словакия.** Moravia occidentalis, 1927, Suza (LE). **США.** Colorado, Boulder Co., 1954, Weber (BP); Minnesota, St. Louis Co., 1979, Wetmore, n° 39714 (UPS). **Украина.** Закарпатская обл., Ужгород, Каменице, 1932, Nádvořník (BRA), Перечин, 1935, Nádvořník (BRA); Крым, 1989, Титов, n° 2179 (LE). **Финляндия.** Nyborg,

1857, Fries (BP); Helsingfors, 1898, Lang (H); Kuusamo, Oulankajoki, 1957, Huuskonen (H); Ostrobotnia borealis, 1859, Malme (H); Satakunta, 1936, Laurila (H), 1937, Laurila (LE); Savonia australis, 1991, Vitikainen, n° 12398 (H); Tavastia borealis, 1943, Koskinen (BP, H, LE). **Чехия.** Moravia, 1919, Suza (UPS). **Швеция.** Bohuslän, 1928, Magnusson (LE); Lappmark, 1991, Vitikainen, n° 12768 (H); Södermanland, 1952, Kjellmert (LE); Västmanland, 1974, Tibell, n° 5577 (LE). **Япония.** Honshu, Kai, Minamikoma-gun, 1999, Thor, n° 16518 (UPS); Hokkaido, Nemuro, Shiretoko peninsula, 1995, Thor, n° 14403 (UPS).

8. *Stenocybe septata* (Leight.) Massal., Atti I. R. Istit. Veneto, 3, 5: 267 (1860).

Базионим: *Sphinctrina septata* Leight., Ann. Mag. Nat. Hist. 2, 19: 132 (1857).

Т и п : Великобритания, «Yorkshire, Cleveland, Bousdale Gill», 1855, Mudd (BM: лектотип, нос loco; BP, BM: синтипы).

Синонимы:

Calicum septatum (Leight.) Leight., Lich. Fl. Great Brit.: 45 (1871).

Calicum trajetum Nyl. ex Salwey, Trans. Bot. Soc. Edinburgh, 7: 557 (1863). —

Т и п : Великобритания, «Anglia, New Forest», 1873, Crombie (H-Nyl 40561: голотип). — *Stenocybe trajecta* (Nyl.) Nyl. ex Crombie, J. Bot. 11: 272 (1882).

Взрослые апотеции 1–2 мм выс., черные, блестящие, без налета, иногда на светлых у основания ножках. Головки апотециев обратноконические, 0.1–0.2 мм в диам., с утолщенным по краю эксципулом. Эпитеций слабо развит, гимений и гипотеций светлые. Эксципул 20–30 мкм толщ. у основания, по краю достигает толщины 40–60 мкм. У основания эксципул состоит из склеротизированных темно-коричневых периклиально ориентированных гиф. Утолщенный край эксципула сформирован сильно желатинизированными светлыми гифами, снаружи эксципул покрыт слоем склеротизированных антиклиально направленных клеток. Ножки апотециев прямые или изогнутые, иногда разветвленные, 0.07–0.12 мм в диам. Ножки состоят из темно-коричневых, в основном периклиально ориентированных гиф. Все части апотециев К–, Н–. Сумки длинные, 280–300 × 22–27 мкм, цилиндрические с однообразно утолщенным апексом. Споры 4-клеточные, широкоэллипсоидные, коричневые, с боков споры светлее, образуют прозрачные окончания с обеих сторон, 50–60 × 20–25 мкм. Оболочка и перегородки спор сильно утолщены. Поверхность спор гладкая.

Иллюстрации: Nádvorník (1941a); рис. 110 (вклейка).

Таксономические особенности. Характеризуется длинными сумками, крупными, 4-клеточными гладкими спорами и обитанием на коре лиственных деревьев. Внешне напоминает *S. bryophila*, однако последний вид отличается более короткими сумками, более мелкими спорами и обитанием на печеночных мхах.

Экология и распространение. Сапрофит или паразит на коре лиственных деревьев, наиболее часто на *Ilex* spp., реже на *Betula*, *Quercus*, *Sorbus*, *Coryllus* spp. и других породах, во влажных местообитаниях. Высота: 0–1400 м над ур. м. Известен из Великобритании (Leighton, 1857, 1871; Massalongo, 1860; Salwey, 1963; Crombie, 1894; Smith, 1918, 1921; Nádvorník, 1941a; Purvis et al., 1992) и Франции (Purvis et al., 1992). Недавно обнаружен в Африке (Tibell, 2000) и Японии (Tibell, Thor, 2003).

Исследованные экзикаты. Leighton: Lich. Brit. exs. 288 — как *Sphinctrina septata* (BM, BP: синтипы).

Исследованные образцы. **Великобритания.** Лектотип (BM); Yorkshire, Bousdale Gill, Leighton (BM, BP: синтипы); Gloucestershire, Cinderford, 1975, Bailey (UPS); Hampshire, Lyndhurst, 1976, Bailey (UPS); Wales, 1927, Rhodes, n° 2840 (LE); Ireland, Cork, Castlemartyr, Deer Park, 1865, Crombie (BM); Connemara, Lough Inagh, 1876, Larbalestier (BM), 1924, Rhodes, n° 2261 (LE); Scotland, 1978, Vitikainen, n° 9677 (H); Argyll, Glen Craegan, 1976, Tibell, n°n° 6580, 6587 (UPS). **Испания.** Beira Litoral, Coimbra, 1980, Löfgren, n° 835 (UPS); North Kerry, Ladies View, 1968, Santesson, n° 19663 (UPS); North Kerry, Killarney, 1968, Santesson, n° 19872 (UPS).

5.4. Виды с неясным систематическим положением, исключенные таксоны

К этой группе отнесены как таксоны, легитимность описания которых в настоящее время по различным причинам вызывает сомнение, так и таксоны, систематическая принадлежность которых в настоящее время не выяснена.

1. *Calicum alboatrum* Flörke ex Sommerf., Suppl. Fl. Lappon.: 178 (1826). — *Chaenothecopsis alboatra* (Flörke ex Sommerf.) Nádv., Sborn. Klubu Přír. v Brně, 18: 54–55 (1936).

Типовой материал *Calicum alboatrum* нам найти не удалось, однако многие исследователи XIX века полагали, что это синоним *Calicum pusillum* (*Chaenothecopsis pusilla*). В материалах Nádvorník (KRAM-L) имеются образцы *C. alboatra* с одноклеточными спорами, в отличие от *C. pusilla*, имеющего 2-клеточные споры. Кроме того, материал Nádvorník отличается от других распространенных в Европе видов с одноклеточными спорами наличием цветных реакций, однако этот материал недостаточен для типификации данного вида. Более качественный материал необходим для выяснения таксономического статуса *C. alboatra*.

2. *Calicum byssaceum* f. *leucodes* Nyl. ex Norrl., Not. Sällsk. Fauna Fl. Fenn. Förh. 13: 317 (1871).

Nomen nudum. Т и п : Финляндия — не найден.

3. *Calicum exile* Anzi, Comment. Soc. Crittog. Ital. 1: 161 (1862).

Т и п : Италия — не найден, по описанию, вероятно, принадлежит к *Phaeocalicum populneum*.

4. *Calicum gneissicum* Nyl., Flora, 64: 449 (1881).

Т и п : Венгрия — не найден, по описанию, вероятно, принадлежит к *Mycocalicum subtile*.

5. *Calicum huculicum* Nádv., Stud. Bot. Čech. 5, 1–2: 10 (1942a).

Т и п : Украина, «Rachovo: Balzatul, 1100 m, an Fichtenrinde», 1935, Nádvorník (BRA: голотип).

Образец в BRA, отмеченный Nádvorník (1942a) как тип, содержит апотеции только *Calicium viride*, однако, согласно протологу, *Calicium huculicum* принадлежит к роду *Chaenothecopsis*. Если данная коллекция *C. huculicum* является единственной, можно сделать вывод, что весь материал *C. huculicum* полностью утерян, в то же время описание этого вида слишком краткое для того, чтобы можно было предложить неотип.

6. **Calicium mildeanum** Hepp in Arn., Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 19: 627 (1869).

Т и п : Австрия, «Tyrol, Asten bei Seis, auf Fraxinus orní», Hausmann (BP, LE, UPS, W: синтипы).

Синонимы: *Stenocybe mildeana* (Hepp) Jatta, Syllog. Lich. Ital.: 267 (1900). — *Mycocalicium mildeanum* (Jatta) Nádv., Systematische Übersicht der Gattungen Embolium und Mycocalicium in Mitteleuropa, 5 (1940b).

Описание данного вида очень краткое. Все последующие упоминания о нахождении этого вида приводятся без описания. Типовой материал сохранился в плохом состоянии везде, где его удалось найти. Исследование типового материала показало, что этот таксон принадлежит к роду *Phaeocalicium*, близок к *P. orní*, виду, также известному из Австрии и обитающему на *Fraxinus ornus*.

Для более точного выяснения таксономического статуса *Calicium mildeanum* необходим свежий и более качественный материал.

7. **Calicium minimum** Bagl., Malpighia, 6: 212 (1892).

Nomen nudum. Т и п : Румыния — не найден, по описанию, вероятно, принадлежит к *Mycocalicium subtile*.

8. **Calicium nigrum** var. **granulatum** Shaerer, Lich. Helvet.: 237 (1833).

Т и п : Румыния — не найден, по описанию, вероятно, принадлежит к *Mycocalicium subtile*.

9. **Calicium obscurum** Merr., Bryologist, 12: 107 (1909).

Т и п : США — не найден, по описанию, вероятно, принадлежит к *Phaeocalicium polyporaum*.

10. **Calicium parietinum** f. **gracilescens** Arn., Flora, 68: 54 (1885).

Т и п : Австрия — не найден, по описанию, вероятно, принадлежит к *Mycocalicium subtile*.

11. **Calicium parietinum** f. **muscolola** Zwackh, Lich. Heidelberg.: 7 (1883).

Nomen nudum. Т и п : Германия — не найден.

12. **Calicium parietinum** f. **ramulosum** Arn., Flora, 68: 54 (1885).

Т и п : Австрия — не найден, по описанию, вероятно, принадлежит к *Mycocalicium subtile*.

13. **Calicium populneum** f. **pinastri** Arn., Flora, 68: 54 (1885).

Nomen nudum. Тип: Германия — не найден.

14. **Calicium praestantius** Nyl., Flora, 61: 22 (1885).

Т и п : Финляндия — не найден, по описанию, вероятно, принадлежит к роду *Phaeocalicium*.

15. **Calicium pusiolum** f. **sessile** Arn., Flora, 68: 54 (1885).

Nomen nudum. Т и п : Германия — не найден.

16. **Calicium subtile** var. **versicolor** Flotow, Flora, 11: 604 (1828).

Nomen nudum. Т и п : Германия — не найден.

17. **Chaenothecopsis aeruginosa** Goward, Lichens of British Columbia, 2: 99 (1999).

Т и п : Канада, «British Columbia, Wells Gray prov. Park», 1996, Goward, n° 96-722 (repб. Goward: синтип).

Вид описан на основании зеленого цвета гиф плодовых тел, что нередко встречается у микокалициевых грибов. *Chaenothecopsis aeruginosa* по структуре апотециев, сумок и спор и отсутствию реакций с К и Н близок к *C. pusilla*, однако последний отличается меньшими размерами сумок и спор. *C. tibellii* также близок к *C. aeruginosa*, но отличается одноклеточными спорами с орнаментом в виде периклиналино ориентированных борозд, у *C. aeruginosa* оболочка спор ареолированная.

В типовом материале присутствуют апотеции *C. savonica*. Для более точного выяснения таксономического статуса *C. aeruginosa* необходим свежий и более качественный материал.

18. **Chaenothecopsis bitterfeldensis** Rikkinen et Poinar, Mycol. Res. 104, 1: 8 (2000).

Т и п : Германия, «Bitterfeld, in sucinum», 1997, Poinar (H: голотип).

Вид описан из отложений янтаря возрастом 20 млн лет. Несмотря на то что эта находка, без сомнения, представляет огромный интерес для решения вопросов филогении и генезиса биоты микокалициевых грибов, по ископаемым остаткам *C. bitterfeldensis* не удалось описать основные признаки, на основании которых в настоящее время проводится систематика этой группы — анатомия плодовых тел, форма и строение сумок и др. В лучшем случае можно предположить, что данный таксон принадлежит к роду *Chaenothecopsis*.

19. **Chaenothecopsis faginea** Nádv., Stud. Bot. Čech., 5, 1–2: 31 (1942a).

Т и п : Украина, «*Chaenothecopsis alboatra* var. *faginea* Nádv., Rossia Subcarpathica: Užok: in monte Kinčik hnylský, ad cort. *Fag.*, 1100 m», 1933, Nádvorník (BRA: лектотип, предложен Schmidt, 1970b).

Nádvorník (1942a) описал этот вид на основании наличия одноклеточных спор, негативной реакции апотециев с К, водорослей рода *Trentepohlia* в качестве фотобионта и на основании обитания вида на коре *Fagus*. Однако исследование лектотипа (Tibell, Titov, Lisická, 2003) показало, что апотеции *C. faginea* при действии К дают красновато-серое окрашивание, кроме того гифы ножки становятся слегка

красноватыми с HNO_3 , то есть наблюдаются реакции, характерные для *C. debilis*, вида, имеющего 2-клеточные споры и не симбиотирующего с водорослями. В других, кроме лектотипа, образцах, отмеченных Nádvořík как *C. faginea*, нами обнаружена смесь *C. debilis* и *Mycocalicium subtile*, вида с одноклеточными спорами и негативной реакцией с К. Описание *C. faginea* очень краткое и не соответствует признакам, характерным для лектотипа. Вероятно, для более точного выяснения таксономического статуса *C. faginea* необходим свежий и более качественный материал.

20. **Chaenothecopsis polyporae** Goward (ined.).

Т и п : Канада, «British Columbia, Wells Gray prov. Park», 1996 Goward, n° 96-956 (герб. Goward: голотип).

Вид характеризуется черными разветвленными апотециями. Ножка и эксципул образованы темными, плотно организованными, периклиналино ориентированными гифами. Сумки цилиндрические, 25–30 мкм дл. Споры эллипсоидные, одноклеточные, светлые, очень маленькие, $3\text{--}5 \times 2\text{--}3$ мкм. Собран на плодовом теле гриба из порядка *Polyporales*. Близок к *C. savonica*, однако отличается более мелкими спорами, разветвленными апотециями и отсутствием реакции с К.

Для более точного выяснения таксономического статуса *C. polyporae* необходим свежий и более качественный материал.

21. **Chaenothecopsis rufescens** Goward, Lichens of British Columbia, 2: 100 (1999).

Т и п : Канада, «British Columbia, Wells Gray prov. Park», 1996, Goward, n° 96-869 (герб. Goward: синтип).

Вид характеризуется маленькими, около 0.5 мм высотой апотециями с хорошо развитым мазедием, светлыми у основания ножками, светлыми, 2-клеточными спорами с контрастной перегородкой, длинными, 50–60 мкм длиной сумками, и негативной реакцией с К.

Описание *C. rufescens* очень краткое, и не соответствует признакам, характерным для синтипа. В типовом материале присутствуют апотеции *C. debilis*. Для более точного выяснения таксономического статуса *C. rufescens* необходим свежий и более качественный материал.

22. **Chaenothecopsis viridis** Goward, Lichens of British Columbia, 2: 99 (1999).

Т и п : Канада, «British Columbia», 1991, Goward, n° 33-97 (герб. Goward: синтип).

Вид описан на основании зеленого цвета гиф плодовых тел, что, однако, редко встречается у микокалицевых грибов, а также на основании наличия эллипсоидных одноклеточных спор с ареолированной поверхностью. *C. viridis* по структуре и форме апотециев, сумок и спор, а также по экологии близок к *C. savonica* и *C. tibellii*. *C. tibellii* также характеризуется светлыми, удлинено-эллипсоидными спорами, однако споры *C. tibellii* более крупные, с орнаментом в виде периклиналино ориентированных борозд. *C. savonica* характеризуется также свет-

лыми ареолированными спорами, но отличается меньшими размерами сумок и спор.

В типовом материале присутствуют апотеции *C. pusilla*. Для более точного выяснения таксономического статуса *C. viridis* необходим свежий и более качественный материал.

23. **Mycocalicium reticulatum** Nádvořík, Ann. Mycol. 40, 1–2: 139 (1942b).

Т и п : США, «South Carolina, Torbil's Hill, an Holz», 1885, Green (W: голотип — non vidi; BRA: изотип).

Mycocalicium reticulatum описан на основании «сетчатой» структуры эксципула, состоящего из изодиаметрических клеток (Nádvořík, 1942b). Однако изодиаметрические клетки характерны также для эксципула других видов *Mycocalicium* — *M. albonigrum*, *M. subtile* и *M. victoriae* (Tibell, Titov, Lisická, 2003). Описание *M. reticulatum* очень краткое, вероятно, для более точного выяснения таксономического статуса *M. reticulatum* необходим свежий и более качественный материал.

24. **Mycocalicium subtile** f. **majus** Szatala, Ann. Mus. Nat. Hung.: 106 (1926).

Nomen nudum. Т и п : Венгрия — не найден.

25. **Phaeocalicium tibellii** Kalb, Herzogia, 9: 80 (1992).

Т и п : Португалия, о-в Мадейра, «Jardim da Serra», 1990, Kalb, n° 23442 (UPS: изотип).

Вид описан на основании наличия одноклеточных спор и необычной структуры эксципула. Автор считает вид близким к *P. praecedens*, редкому в Европе виду, обитающему на *Populus tremula*. По нашим данным споры *P. tibellii* 4-клеточные и строение эксципула скорее близко к таковому у *P. tremulicola*, другого редкого вида, также обитающего на *Populus tremula*. Опубликованные автором иллюстрации (Kalb, Haffelner, 1992), вероятно, являются артефактами, однако учитывая неизвестное до настоящего времени местообитание для видов *Phaeocalicium* — *Castanea*, можно предположить, что *P. tibellii* является самостоятельным видом, однако для выяснения его таксономического статуса необходим дополнительный материал. *P. tibellii* известен только из типового местообитания, где собран на *Castanea sativa*.

26. **Sphinctrina gomphilloides** Nyl., Monogr. Cal.: 7 (1857).

Т и п : Индия, «India orientalis, in montibus Nilgherrensis», 1840, Perrottet (H-Nyl: голотип).

Типовой материал относится к роду *Sphinctrina*, однако находится в состоянии, непригодном для исследования, для выяснения его таксономического статуса необходим дополнительный материал.

- Андреев М.П., Котлов Ю.В., Макарова И.И. 1996. Биологическое разнообразие лишайников Русской Арктики (таксономический состав и предварительный анализ) // Новости систематики низших растений. СПб. Т.31. С.82–97.
- Антонов А.С. 2000. Основы геносистематики высших растений. М. 133 с.
- Байков К.С. 2003. Филогенетические деревья против иерархических систем таксонов // XI междунар. совещ. по филогении растений: Материалы докл. М. С.18–19.
- Бардунов Л.В. 1963. Третичные реликты во флоре мхов Прибайкалья // Научные чтения памяти М.Г. Попова. Ч.5. Иркутск. С.48–82.
- Бархалов Ш.О. 1983. Флора лишайников Кавказа. Баку. 338 с.
- Биологический энциклопедический словарь / Под ред. М.С. Гилярова. 1989. М. С.94–95.
- Бондарцева М.А. 1989. Царство грибов и его положение в системе органического мира // Ботан. журн. Т.74, № 8. С.1084–1090.
- Бредкина Л.И. 1987. Таксономическая характеристика лишайнофлоры Центрального Тянь-Шаня // Новости систематики низших растений. СПб. Т.24. С.131–142.
- Бредкина Л.И., Добрыш А.А., Макарова И.И., Титов А.Н. 1991. К флоре лишайников острова Кунашир (Курильские острова) // Новости систематики низших растений. СПб. Т.28. С.90–94.
- Будаева С.Э. 1989. Лишайники лесов Забайкалья. Новосибирск. 105 с.
- Будаева С.Э. 2000. Лишайники Бурятии. Улан-Удэ. 142 с.
- Буданцев Л.Ю. 1983. История арктической флоры эпохи раннего кайнофита. Л. 156 с.
- Бязров Л.Г. 1970. Эпифитные лишайниковые синузии в лесных биогеоценозах подзоны широколиственно-еловых лесов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 26 с.
- Вавилов Н.И. 1920. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Саратов. 16 с.
- Вайнштейн Е.А., Равинская А.П., Шапиро И.А. 1990. Справочное пособие по хемотаксономии лишайников. Л. 152 с.
- Васильева Л.Н. 1990. Систематика в микологии / АН СССР. Дальневост. отд. Биол.-почв. ин-т. Владивосток. 197 с. Деп. в ВИНТИ, № 6155–В90.
- Васильков Б.П. 1958. О виде у шляпочных грибов // Проблема вида в ботанике. М.; Л. С.85–101.
- Воронихин Н.Н. Материалы к флоре грибов Кавказа // Тр. Ботан. муз. АН СССР. Вып.21. С.87–243.
- Воронюк С.Э., Макрый Т.В. 2002. Калициевые лишайники лесов Восточного Присаянья // Новости систематики низших растений. СПб. Т.36. С.89–94.
- Вульф В.Е. 1941. Понятие о «реликте» в ботанической географии // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л. Вып.1. С.28–60.
- Вульф В.Е. 1944. Историческая география растений. История флор земного шара. М.; Л. 546 с.
- Вэй Ц.Ч., Титов А.Н. 2001. Калициоидные грибы и лишайники Китая // Новости систематики низших растений. СПб. Т.34. С.102–108.

- Геологический словарь. 1978 / Под ред. К.Н. Паффенгольца. М. Т.1–2. 940 с.
- Гимельбрант Д.Е., Мусякова В.В., Титов А.Н. 2001а. Калициоидные грибы и лишайники Керетского архипелага (Белое море) // Новости систематики низших растений. СПб. Т.35. С.126–129.
- Гимельбрант Д.Е., Мусякова В.В., Титов А.Н. 2001б. О некоторых интересных находках лишайников из Керетской Карелии (Karelia Keretina) // Тр. первой Российской лихенолог. шк. Петрозаводск. С.27–41.
- Головин П.Н. 1958. Понятие о виде в микологии // Проблема вида в ботанике. М. Вып.1. С.34–67.
- Голубков В.В., Титов А.Н. 1990. Порошкоплодные лишайники Белоруссии // Новости систематики низших растений. СПб. Т.27. С.97–101.
- Голубкова Н.С. 1966. Определитель лишайников средней полосы Европейской части СССР. М.; Л. 256 с.
- Голубкова Н.С. 1981а. Конспект флоры лишайников Монгольской Народной Республики. Л. 200 с.
- Голубкова Н.С. 1981б. Неморальный элемент во флоре лишайников Монголии // Брио-лихенол. исслед. высокогорн. р-нов и севера СССР: Материалы совещ. Апатиты. С.84–85.
- Голубкова Н.С. 1983. Анализ флоры лишайников Монголии. Л. 248 с.
- Голубкова Н.С. 1993. К вопросу о происхождении и путях эволюции лишайникового симбиоза // Новости систематики низших растений. СПб. Т.29. С.84–104.
- Голубкова Н.С., Соколова С.В., Титов А.Н. 1995. К флоре лишайников Нижне-Свирского заповедника // Новости систематики низших растений. СПб. Т.30. С.49–52.
- Голубкова Н.С., Титов А.Н. 1998. Мхи, водоросли, лишайники Нижне-Свирского заповедника. III. Лишайники // Флора и фауна заповедников. М. С.29–32.
- Грант В. 1984. Видообразование у растений. М. 528 с.
- Грант В. 1991. Эволюционный процесс. М. 488 с.
- Давыдов Е.А. 2001а. Аннотированный список лишайников западной части Алтая (Россия) // Новости систематики низших растений. СПб. Т.35. С.140–161.
- Давыдов Е.А. 2001б. Лихенофлора Северо-Западного Алтая: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 23 с.
- Данилов А.Н. 1910. О взаимоотношениях между гонидиями и грибным компонентом лишайникового симбиоза // Изв. имп. СПб. Ботан. сада. № 2. С.34–66.
- Джураева З. 1978. Лихенофлора центрального Копетдага. Ашхабад. 164 с.
- Добрыш А.А. 1999. Лишайники Верхнетазовского заповедника // Новости систематики низших растений. СПб. Т. 3. С.114–120.
- Домбровская А.В., Шляков Р.Н. 1967. Лишайники и мхи севера европейской части СССР. Краткий определитель. Л. 182 с.
- Еленкин А.А. 1906–1911. Флора лишайников Средней России. Юрьев. 682 с.
- Железова Б. 1964. Лишайники. София. 516 с.
- Журбенко М.П. 2000. Лишайники и лишайнофильные грибы Путранского заповедника // Флора и фауна заповедников. М. Вып.89. 52 с.
- Завадский К.М. 1954. О некоторых вопросах теории вида и видообразования // Вестн. Ленингр. ун-та. № 10. С.3–15.
- Завадский К.М. 1961. Учение о виде. Л. 251 с.
- Заварзин А.А., Катенина О.А., Котлов Ю.В., Соколова С.В. 1999. Лишайники Санкт-Петербурга и Ленинградской области // Биоразнообразие Ленинградской области: (Водоросли. Грибы. Лишайники. Мохообразные. Беспозвоночные животные. Рыбы и рыбообразные). СПб. С.208–260.

- Заповедники СССР. 1985–1990 / Под общ. ред. В.Е. Соколова, Е.Е. Сыроечковского. М. [Т.1] Заповедники Дальнего Востока. 1985. 319 с. [Т.2] Заповедники Украины и Молдавии. 1987. 271 с. [Т.3] Заповедники европейской части РСФСР. 1988. Ч.1. 287 с. Ч.2. 303 с. [Т.4] Заповедники Прибалтики и Белоруссии. 1989. 319 с. [Т.5] Заповедники Кавказа. 1990. 365 с.
- Злобин Ю.А. 2000. Репродуктивное усилие // Эмбриология цветковых растений. СПб. С.247–251.
- Инсаров Г.А., Пчелкин А.В. 1983. Количественные характеристики состояния эпифитной лишенофлоры Саяно-Шушенского заповедника. М. 30 с.
- Инсаров Г.А., Пчелкин А.В. 1984. Количественные характеристики состояния эпифитной лишенофлоры: Сихоте-Алиньский заповедник. М. 70 с.
- Инсаров Г.А., Пчелкин А.В. 1986. Количественные характеристики состояния эпифитной лишенофлоры заповедников: Печоро-Илычский заповедник. Обнинск. 232 с.
- Каратыгин И.В. 1974. Вопросы эволюции и филогении головневых грибов // Проблемы филогении низших растений. М. С.61–71.
- Каратыгин И.В. 1993. Козволюция грибов и растений. СПб. 118 с.
- Каратыгин И.В., Нездоймино Э.Л., Новожилов Ю.К., Журбенко М.П. 1999. Грибы Российской Арктики. Аннотированный список видов. СПб. 212 с.
- Катаева (Катенина) О.А. 2002. Аннотированный список видов лишайников Новгородской области // Новости систематики низших растений. СПб. Т.36. С.114–143.
- Клюге Н.Ю. 2000. Современная систематика насекомых. СПб. 74 с.
- Коваленко А.Е. 1984. Современные взгляды на филогенетические связи и систематику агариковых грибов // Эволюция и систематика грибов. Л. С.118–136.
- Козо-Полянский Б.М. 1921. Симбиогенезис в эволюции растительного мира // Вестн. опын. дела Средне-Черноморск. обл. № 4. С.1–24.
- Комаров В.Л. 1940. Учение о виде у растений (страница из истории биологии). М.; Л. 212 с.
- Копачевська Е.Г. 1961. Нові для Криму лишайники // Укр. Ботан. журн. Т.18, № 3. С.96–101.
- Копачевська Е.Г. 1963а. Матеріали до вивчення ліхенофлори лісів Кримського державного заповідно-мисливського господарства // Питання фізіології, цитоембріології і флори України. Київ. С.211–233.
- Копачевская Е.Г. 1963б. Лишайники лесов Крымского государственного заповедно-охотничьего хозяйства: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев. 21 с.
- Копачевская Е.Г. 1986. Лишенофлора Крыма и ее анализ. Киев. 296 с.
- Красная книга Карелии. 1995 / Под ред. Э.В. Ивантера, О.Л.Кузнецова. Петрозаводск. 286 с.
- Красная книга Мурманской области. 2003 / В.Н. Андреева и др. / Под ред. Н.А. Константиновой, А.С. Корякина, О.А. Макаровой. Мурманск. 400 с.
- Красная книга природы Ленинградской области. 2000 / Ред. серии Г.А. Носков. СПб. Т.2. Растения и грибы / Под ред. Н.Н. Цвелева. 672 с.
- Красная книга Республики Коми. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. 1998 / Под ред. А.И. Таскаева. М.; Сыктывкар. 528 с.
- Красная книга РСФСР (растения). 1988 / Гл. редкол.: В.Д. Голованов и др. / Сост. А.Л. Тахтаджян. М. 590 с.
- Красная книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. 1984 / Редкол.: А.М. Бородин, А.Г. Банников, В.Е. Соколов и др. 2-е изд. М. 480 с.
- Криворотов С.Б. 1995. Редкие и исчезающие виды лишайников горных районов Адыгеи, их экологическая связь с почвами и растительностью // Актуальные вопр. экологии и охраны природы водн. систем. Краснодар. С.78–82.

- Криворотов С.Б. 1997. Лишайники и лишайниковые группировки Северо-Западного Кавказа. Краснодар. 201 с.
- Криворотов С.Б. 2001. Лишайники и лишайниковые группировки Северо-Западного Кавказа и Предкавказья: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Краснодар. 35 с.
- Криштофович А.Н. 1957. Палеоботаника. Л. 650 с.
- Кузнецова Е.С., Гимельбрант Д.Е. 2002. Дополнение к флоре лишайников Нижне-Свицкого заповедника // Новости систематики низших растений. СПб. Т.36. С.144–150.
- Кузнецова Е.С., Гимельбрант Д.Е., Титов А.Н. 2004. К лишенобиоте Быстринского природного парка (Камчатка). Калиционидные лишайники и грибы // Докл. IV науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей», Петропавловск-Камчатский, 26–27 ноября 2003 г. Петропавловск-Камчатский. С.88–95.
- Купревич В.Ф. 1940. О происхождении и эволюции паразитизма у грибов // Советская ботаника. № 5–6. С.270–287.
- Купревич В.Ф. 1949. Проблема вида у гетеротрофных и автотрофных растений. М.; Л. 48 с.
- Левина Р.Е. 1981. Репродуктивная биология семенных растений. М. 96 с.
- Майр Э. 1947. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. М. 504 с.
- Макаревич М.Ф. 1963. Аналіз ліхенофлори Українських Карпат. Київ. 263 с.
- Макаревич М.Ф. 1968. Зональный географический элемент как основа географического анализа // Материалы III Закавказ. конф. по спорным растениям. Тбилиси. С.215–221.
- Макаревич М.Ф., Навроцкая И.Л., Юдина И.В. 1982. Атлас географического распространения лишайников в Украинских Карпатах. Киев. 402 с.
- Макарова И.И., Катенин А.Е. 1983. Лишайники в горах юго-востока Чукотского полуострова // Ботан. журн. Т.68, № 11. С.1477–1487.
- Макрый Т.В. 1990. Лишайники Байкальского хребта. Новосибирск. 199 с.
- Малышева Н.В. 1979. Флора лишайников Татарской АССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 22 с.
- Марков К.К., Величко А.А., Лазуков Г.И., Николаев В.А. 1968. Плейстоцен. М. 302 с.
- Мережковский К.С. 1909. Теория двух плазм как основа симбиогенезиса, нового учения о происхождении организмов. Казань. 102 с.
- Мережковский К.С. 1913. Список лишайников Прибалтийского края // Учен. зап. Казан. ун-та. Т.30, № 10. 62 с.
- Микулин А.Г. 1987. Новые для Камчатского полуострова виды лишайников // Новости систематики низших растений. СПб. Т.24. С.163–165.
- Микулин А.Г. 1990. Определитель лишайников полуострова Камчатка / Под. ред. З.М. Азбукиной. Владивосток. 124 с.
- Навроцкая И.Л. 1984. Лишайники буковых лесов Украины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев. 20 с.
- Наумов Г.И. 1978. Генетическая концепция рода у грибов // Докл. АН СССР. Т.241, № 4. С.952–954.
- Наумов Н.А. 1935. Определитель муконовых (*Mucorales*). М.; Л. 255 с.
- Нешатаева В.Ю., Гимельбрант Д.Е., Кузнецова Е.С., Чернядьева И.В. 2002. Ценогические, бриофлористические и лишенобиотические особенности коренных старовозрастных камменноберезовых лесов юго-западной Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Докл. 3-й науч. конф. 22–27 ноября 2002 г. Петропавловск-Камчатский. С.100–123.
- Норин Б.А. 1986. Растительность горных поясов северо-запада плато Путорана // Горные фитоценогические системы Субарктики. Л. С.164–167.

- Окснер А.Н. 1944. О происхождении ареала биполярных лишайников // Ботан. журн. СССР. Т.29, № 6. С.243–256.
- Окснер А.Н. 1946. Неморальный элемент в лишайнофлоре Советской Арктики // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М. Вып.2. С.475–490.
- Окснер А.М. 1956а. Систематичне положення лишайників та основні філогенетичні лінії їх розвитку // Укр. Ботан. журн. Т.13, № 1. С.77–100.
- Окснер А.М. 1956б. Флора лишайників України. Київ. Т.1. 495 с.
- Пармasto Э.Х. 1986. Проблема вида у грибов // Проблема вида и рода у грибов. Таллин. С.9–28.
- Питеранс А.В. 1982. Лишайники Латвии. Рига. 352 с.
- Попов М.Г. 1963. Основы флорогенетики. М. 135 с.
- Порядина Л.Н. 2000. Лишайнофлора Алдано-Инди́гирского междуречья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 16 с.
- Преснякова М.Г. 2001. Новые виды лишайников Нижегородской области // Новости систематики низших растений. СПб. Т.35. С.200–202.
- Пчелкин А.В. 2001. Использование лишайников для мониторинга изменений состояния природной среды // Научные аспекты экологических проблем России: Тр. Всерос. конф. СПб.; М. Т.1. С.275–280.
- Пчелкин А.В. 2002. Распространение лишайников-эпифитов на территории России в естественных условиях и при антропогенном воздействии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 32 с.
- Пчелкин А.В. 2003. Использование эпифитных лишайников для фонового экологического мониторинга регионального и континентального масштабов в России // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем / Под. ред. Ю.А. Израэля. СПб. С.111–129.
- Пыстина Т.Н. 1996. Лишайники центральной части Большеземельской тундры // Новости систематики низших растений. СПб. Т.31. С.138–143.
- Пыстина Т.Н. 2001. Систематический список лишайников равнинной части Республики Коми (подзоны южной и средней тайги) // Новости систематики низших растений. СПб. Т.34. С.176–185.
- Пыстина Т.Н. 2003. Лишайники таежных лесов европейского Северо-Востока. Екатеринбург. 239 с.
- Пыстина Т.Н., Херманссон Я., Титов А.Н. 1988. Подотдел сумчатые грибы — *Ascomycotina* // Красная книга Республики Коми / Под ред. А.И. Таскаева. М.; Сыктывкар. С.244–256.
- Ромс Е.Г. 1967. Декілька порошоклодних лишайників південної частини о-ва Сахаліна // Укр. ботан. журн. Т.24, № 1. С.102–104.
- Ромс Е.Г. 1975. Семейство *Caliciaceae* // Определитель лишайников СССР. Л. Вып.3. Каллициевые — Гиалектовые. С.7–37.
- Рябкова К.А. 1991. Лишайники Урала (список видов) / Свердловский гос. пед. ин-т. Свердловск. 30 с. Деп. в ВИНТИ, № 4018-B91.
- Рябкова К.А. 1998. Систематический список лишайников Урала // Новости систематики низших растений. СПб. Т.32. С. 81–87.
- Самылина В.А. 1978. Класс Гинкговые, или Гинкгопсиды // Жизнь растений. М. Т.4. С.309–315.
- Седельникова Н.В. 1985. Лишайнофлора нагорья Сангилен. Новосибирск. 180 с.
- Седельникова Н.В. 1990. Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья. Новосибирск. 175 с.
- Седельникова Н.В. 1993. Лишайники Салаира // Флора Салаирского кряжа. Новосибирск. С.32–78.

- Седельникова Н.В. 1996. Систематический список лишайников Восточного Саяна // Новости систематики низших растений. СПб. Т.31. С.144–151.
- Седельникова Н.В. 2001. Лишайники Западного и Восточного Саяна. Новосибирск. 187 с.
- Сымермаа Л.А. 1965. Лесные виды семейства *Caliciaceae* в Эстонии // Проблемы изучения грибов и лишайников. Тарту. С.195–198.
- Сымермаа Л.А. 1970. Лишайники — эпифиты основных типов леса Эстонии // Тр. по ботанике. Тарту. Т.9, вып.268. С.265–297.
- Тарасова В.Н. 2001. Эпифитные лишайники сосновых лесов охраняемых территорий южной Карелии // Новости систематики низших растений. СПб. Т.34. С.188–194.
- Тахтаджян А.Л. 1970. Происхождение и расселение цветковых растений. Л. 95 с.
- Тахтаджян А.Л. 1974. Флористическое деление суши // Жизнь растений. Л. С.117–153.
- Тахтаджян А.Л. 1978. Флористические области Земли. Л. 248 с.
- Терехин Э.С. 2000. Репродуктивная биология // Эмбриология цветковых растений. СПб. С.21–24.
- Тимонин А.К. 2001. Роль морфологии в ботанике // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия: Тр. IX шк. по теорет. морфологии растений. СПб. С.10–11.
- Титов А.Н. 1983а. Редкие виды порошоклодных лишайников северо-запада СССР // Новости систематики низших растений. СПб. Т.20. С.154–161.
- Титов А.Н. 1983б. Порошкоплодные лишайники севера Кавказского заповедника // VI Закавказ. конф. по споровым растениям: Материалы докл. Тбилиси. С.124–125.
- Титов А.Н. 1983в. Новые для флоры СССР виды рода *Chaenothecopsis* // Ботан. журн. Т.68, № 11. С.1571–1573.
- Титов А.Н. 1984а. Порошкоплодные лишайники северо-запада плато Путорана // Новости систематики низших растений. СПб. Т.21. С.179–183.
- Титов А.Н. 1984б. Порошкоплодные лишайники Ленинградской области // VII конф. по споровым растениям Средней Азии и Казахстана: Материалы докл. Алма-Ата. С.340–341.
- Титов А.Н. 1985а. Порошкоплодные лишайники лесов СССР // III Всесоюз. конф. «Изучение грибов в биогеоценозах»: Материалы докл. Ташкент. С.138–140.
- Титов А.Н. 1985б. Порошкоплодные лишайники Баргузинского и Байкальского заповедников // Новости систематики низших растений. СПб. Т.22. С.191–196.
- Титов А.Н. 1986а. Род *Phaeocalicium* (*Mycocaliciaceae*) в СССР // Ботан. журн. Т.71, № 3. С.384–389.
- Титов А.Н. 1986б. Порошкоплодные лишайники СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 18 с.
- Титов А.Н. 1986в. Порошкоплодные лишайники СССР: Дис. ... канд. биол. наук. Л. 269 с.
- Титов А.Н. 1990а. Порошкоплодные лишайники Саяно-Шушенского государственного заповедника // Новости систематики низших растений. СПб. Т.27. С.110–113.
- Титов А.Н. 1990б. *Pyrgidium* Nyl. (*Caliciales*) — новый род во флоре СССР // Ботан. журн. Т.75, № 11. С.1538–1539.
- Титов А.Н. 1991а. Лишайники порядка *Caliciales* с острова Кунашир (Курильские острова) // Ботан. журн. Т.76, № 4. С.599–601.
- Титов А.Н. 1991б. Микроструктура поверхности оболочки спор порошоклодных лишайников (порядок *Caliciales*) // Тр. Ботан. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. Вып.1. С.74–81.
- Титов А.Н. 1998а. *Caliciales* горного Крыма // Новости систематики низших растений. СПб. Т.32. С.87–92.
- Титов А.Н. 1998б. Таблицы к определению порошоклодных лишайников (порядок *Caliciales*) России // Новости систематики низших растений. СПб. Т.32. С.92–110.

- Титов А.Н. 1998в. Семейство *Mycocaliciaceae* (*Caliciales* s. l.) — современный взгляд на положение семейства в системе аскомицетов // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков: Тез. докл. X съезда РБО. СПб. С.81–82.
- Титов А.Н. 2000. Семейство *Mycocaliciaceae* в евразийской Голарктике // Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность: Материалы тр. междунар. конф., посвященной 100-летию организации исслед. по микологии и криптогамной ботанике в Ботан. ин-те им. В.Л. Комарова РАН. СПб. С.381–383.
- Титов А.Н. 2004а. Микокалициевые грибы (*Lichenes*, *Mycocaliciaceae*) и ключ для их определения // Ботан. журн. Т.89, № 7. С.1153–1165.
- Титов А.Н. 2004б. Семейство *Mycocaliciaceae* Schmidt в Голарктике (систематика, экология, география, филогения): Дис. д-ра биол. наук. СПб. 420 с.
- Титов А.Н., Гимельбрант Д.Е., Кузнецова Е.С. 2002. О нахождении эндемичного для Фенноскандии калициоидного гриба *Chaenothecopsis fennica* (Laurila) Tibell на Керетском архипелаге // III науч. сессия морской биол. станции Санкт-Петербургского гос. ун-та: Тез. докл. СПб. С.22–23.
- Титов А.Н., Давыдов Е.А., Урбанавичене И.Н. 2002. Новые данные о редких микокалициевых грибах из родов *Phaeocalicium* и *Stenocybe* (*Mycocaliciaceae*, *Caliciales* s. l.) // Ботан. журн. Т.87, № 6. С.60–67.
- Титов И.А. 1952. Взаимодействие растительных сообществ и условий среды. М. 470 с.
- Толмачев А.И. 1970. Богатство флор как объект сравнительного изучения // Ботан. журн. Т.65, № 9. С.836–848.
- Толмачев А.И. 1974. Введение в географию растений. Л. 244 с.
- Томилини Б.А. 1986. Вид у грибов как понятие и как таксономическая категория // Проблема вида и рода у грибов. Таллин. С.171–180.
- Томин М.П. 1956. Определитель корковых лишайников Европейской России. Минск. 532 с.
- Трасс Х.Х. 1970. Анализ лишайнофлоры Эстонии // Дис. ... д-ра биол. наук. Тарту. 550 с.
- Трасс Х.Х. 1977. Происхождение лишайников и их место в системе растительного мира // Жизнь растений. М. Т.1. С.465.
- Трасс Х.Х. 1985. Классы палеотолерантности лишайников и экологический мониторинг // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем / Под ред. Ю.А. Израэля. Л. Т.7. С.122–137.
- Урбанавичене И.Н. 1998. Аннотированный список лишайников Байкальского заповедника // Новости систематики низших растений. СПб. Т.32. С.110–127.
- Урбанавичене И.Н. 2005. Калициоидные лишайники и грибы лесов Лапландского заповедника // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Материалы 6-й междунар. конф. М.; Петрозаводск. С.334–339.
- Урбанавичене И.Н., Урбанавичюс Г.П. 1998. Лишайники Байкальского заповедника // Флора и фауна заповедников. М. Вып.68. 53 с.
- Урбанавичене И.Н., Урбанавичюс Г.П. 1999. К флоре лишайников хребта Хамар-Дабан (Южное Прибайкалье) // Новости систематики низших растений. СПб. Т.33. С.161–171.
- Урбанавичюс Г.П. 1999. Биогеографические закономерности формирования флоры лишайников Южного Прибайкалья // Дис. ... канд. биол. наук. М. 350 с.
- Урбанавичюс Г.П., Урбанавичене И.Н. 2002. Предварительные сведения о лишайниках Хостинской тиссо-самшитовой рощи // Новости систематики низших растений. СПб. Т.36. С.181–185.
- Урбанавичюс Г.П., Урбанавичене И.Н. 2004. Лишайники // Современное состояние биологического разнообразия на заповедных территориях России. Вып.3. Лишайники и мохообразные. М. С.5–235.

- Фадеева М.А., Голубкова Н.С., Витикайнен О., Ахти Т. 1997. Предварительный список лишайников Карелии и обитающих на них грибов. Петрозаводск. 100 с.
- Фаминцын А.С. 1870. Сообщение о работах Швенденера над лишаями // Тр. Санкт-Петербургского о-ва естествоисп. Т. 1. С. 39–40.
- Фаминцын А.С. 1907. О роли симбиогенеза в эволюции организмов // Записки Акад. наук. Сер.8. Т.20, № 3. С.1–14.
- Херманссон Я. 1997. Представители порядка *Caliciales* s. l. в Печоро-Илычском заповеднике // Флора и растительность Печоро-Илычского биосферного заповедника. Екатеринбург. С.284–308.
- Чабаненко С.И. 1990. Лишайники // Флора, мико- и лишайнобиота Лазовского заповедника (Приморский край). Владивосток. С.167–192.
- Шмальгаузен И.И. 1940. Изменчивость и смена адаптивных форм в процессе эволюции // Журн. общ. биол. Т.1, № 1. С.509–528.
- Шмальгаузен И.И. 1968. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. М. 451 с.
- Ячевский А.А. 1927. К вопросу о видообразовании у грибов // Материалы по микологии и фитопатологии. Т.6, № 1. С.239–294.
- Acharius E. 1794. Försök till en förbättrad Lafvares indelning (Dianome Lichenum) // Kongl. Vetensk. Acad. Nya Handl. P.237–259.
- Acharius E. 1796. Anmärkningar rörande Laf-Arterne // Kongl. Vetensk. Acad. Nya Handl. P.206–216.
- Acharius E. 1798. Lichenographiae Suecicae Prodomus. Linköpinge. 264 p.
- Acharius E. 1803. Methodus, qua omnes detectos Lichenes... etc. Stockholm. 393 p.
- Acharius E. 1808. Förteckning på de i Sverige växande arter af Lafvares Familj // Kongl. Vetensk. Acad. Nya Handl. P.259–283.
- Acharius E. 1810. Lichenographia universalis. Göttingen. 696 p.
- Acharius E. 1814. Synopsis methodica Lichenum. Lund. 392 p.
- Acharius E. 1815. Afhandling om de cryptogamiske vexter, som komma under namn af *Calicioidea*. I // Kongl. Vetensk. Acad. Handl. P.246–271.
- Acharius E. 1816. Afhandling om de cryptogamiske vexter, som komma under namn af *Calicioidea*. II // Kongl. Vetensk. Acad. Handl. P.260–291.
- Acharius E. 1817. Afhandling om de cryptogamiske vexter, som komma under namn af *Calicioidea*. III // Kongl. Vetensk. Acad. Handl. P.220–244.
- Ahlner S. 1948. Utbredningstyper bland nordiska barrträds-lavar // Acta Phytogeogr. Suec. Vol.22. 1–257 p.
- Ahmajiang V. 1969. Lichen synthesis // Österr. Bot. Z. Vol.116. P.306–311.
- Ahti T. 1977. Lichens of the boreal coniferous zone // Lichen Ecology / Ed. M.R.D. Seaward. London; New York; San Francisco. P.145–181.
- Alstrup V., Søchting U. 1989. Checkliste og status over Danmarks laver. København. 44 p.
- Andreev M., Kotlov Y., Makarova I. 1996. Checklist of lichens and lichenicolous fungi of the Russian Arctic // The Bryologist. Vol.99, No.2. P.137–169.
- Angeles Vinuesa M., Sanches-Puelles J.-M., Tibell L. 2001. Intraspecific variation in *Mycocalicium subtile* (*Mycocaliciaceae*) elucidated by morphology and the sequences of the ITS1-5.8S-ITS2 region // Mycol. Res. Vol.105, No.3. P.323–330.
- Anzi M. 1860. Catalogus lichenum quos in provinciali Sondriense et circa Novum-Comum collegit et in ordinem systematicum digessit. Novi-Comi. 126 p.
- Apptroot A. 1991. A monograph of the *Pyrenulaceae* // Biblioth. Lichenol. Vol.44. P.1–178.
- Arnaud G. 1930. Les Asterinees. V // Ann. Epiphyt. Vol.16. P.235–302.

- Arnold F. 1869. Lichenologische Ausflüge in Tirol. XIX // Verh. K. K. Zool.-Bot. Ges. Wien. Bd 19. S.605–656.
- Arnold F. 1870. Lichenologische fragmente // Flora. Vol.53. P.482.
- Arnold F. 1874. Lichenologische fragmente // Flora. Vol.57. P.87.
- Arnold F. 1885. Die Lichens des frankischen Jura // Flora. Vol.68. P.60.
- Aronsson M., Hallingbäck T., Mattsson J.-E. 1995. Rödlistade växter i Sverige 1995 = Swedish Red Data Book of Plants 1995. Uppsala. 272 p.
- Asahina Y. 1932a. Notes on Japanese Lichens. I // J. Jap. Bot. Vol.8. P.1–5.
- Asahina Y. 1932b. Notes on Japanese Lichens. V // J. Jap. Bot. Vol.8. P. 29–30.
- Bachmann F.M. 1912. New type of spermogonium and fertilization in *Collema* // Ann. Bot. Vol.26. P.747–760.
- Baglietto F., Carestia A. 1880. Anacrisi dei Licheni della Valsesia // Atti Soc. Crittog. Ital. Vol.2. P.246.
- Bailey R.H. 1976. Ecological aspects of dispersal and establishment in lichens // Lichenology: Progress and Problems / Eds. D.H. Brown, D.L. Hawksworth, R.H. Bailey. London; New York; San Francisco. P.215–247.
- Barkman J.J. 1958. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Assen. 628 p.
- Beck G. 1889. Über die Sporenbildung der Gattung *Phlyctospora* Corda // Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd 7. S.212–216.
- Beltramini C.F. 1858. Lichenographia bassanes. Bassano. 285 p.
- Berglund T., Hermansson J., Jonsson F., Thor G. 2004. New records of *Phaeocalicium* in Scandinavia // Symb. Bot. Upsal. Vol.34, No.1. P.49–53.
- Bielczyk U. 2003. The lichens and allied fungi of the Polish Carpathians — an annotated checklist. Krakow. 341 p.
- Bielczyk U., Lackovičová A., Farkas E. E., Lőkös L., Liška J., Breuss O., Kondratyuk S.Ya. 2004. Checklist of lichens of the Western Carpathians. Krakow. 181 p.
- Bonar L. 1971. A new *Mycocalicium* on scarred *Sequoia* in California // Madroño. Vol.21. P.62–69.
- Brenner M. 1886. Bitrag till kannedom af Finska vikens ovegetation. IV. Hoglands Lafvar // Meddel. Soc. Fauna Fl. Fenn. Hf.13. S.17–20.
- Bruttan A. 1870. Lichenes Est-, Liv- und Kurlands // Arch. Naturk. Liv- Ehst- Kurlands. Bd 7. S.290–299.
- Candolle A.L.P.P. de. 1880. La phytographie. Paris. 484 p.
- Cengio Sampo M. 1939. Licheni dell'a O. I. raccolti dal console prof. Senni e dal centurione Ing. Giordano ufficiale della milizia naz. forestale di Addis Abbeba nel 1937 // Nuovo Giorn. Bot. Ital. Vol.46. P.437–455.
- Chen F., Gao S., Tang Y., Peng J. 1993. Research on the alpine ecosystem in Gongga mountain and report on setting up its observation and experimental Station // Research on Alpine Ecosystem in Gongga Mountain / Eds. F. Chen, S. Gao. Chengdu. P.1–184.
- Chevallier F.F. 1826. Flore generale des environs de Paris. Paris. 315 p.
- Clements F.E. 1909. The Genera of Fungi. Minneapolis. 229 p.
- Clements F.E., Shear C. 1931. The Genera of Fungi. New York. 496 p.
- Cohn F. 1879. Kryptogamen-Flora von Schlesien. Bd 2. Breslau. 400 p.
- Colmeiro M. 1889. Enumeracion y revision de las plantas de la peninsula Hispano-Lusitanae Islas Baleares. Madrid. 875 p.
- Crombie J.M. 1876. Lichenes Capenses, an enumeration of the lichens collected at the Cape of Good Hope by rev. A.E. Eaton... // J. Linn. Soc. Vol.15. P.165–180.
- Culberson W.L. 1972. Disjunctive distribution of lichen-forming fungi // Ann. Missouri Bot. Gard. Vol.59. P.165–173.

- Dennis R.W.G. 1968. British Ascomycetes. Lehre. 456 p.
- Dennis R.W.G. 1981. British Ascomycetes... Suppl. Vaduz. 40 p.
- Dietrich H.A. 1859. Blicke in die Cryptogamenwelt der Ostseeprovinzen // Arch. Naturk. Liv- Ehst- Kurlands. Ser.2. Bd 1. S.261–414.
- Dodge E.M. 1950. The South African fungi and lichens to the end of 1945 // Bothalia. Vol.5. P.1–1094.
- Dodge E.M., Redon J. 1985. Liqueues antárticos. Santiago. 124 p.
- Duby J.E. 1830. Aug. Pyrami de Candolle Botanicon Gallicum. Pars.2. Plantae cellulares. P.545–1068.
- Du Rietz G.E. 1926. Den subantarktiska florans bipolarä element i lichenologisk belysning // Svensk Bot. Tidskr. Vol.20. P.299–303.
- Du Rietz G.E. 1928. The discovery of an arctic element in the lichen flora of New Zealand and its plant geographical consequences // Reports of the Meetings of the Australasian Association for the Advancement of Science. Vol.19. P.628–635.
- Du Rietz G.E. 1940. Problems of bipolar plant distribution // Acta Phytogeogr. Suec. Vol.13. P.215–282.
- Egea J., Tibell L. 1993. *Opegrapha pyrenocarpoides* belongs in *Tylophorella* // Nordic J. Bot. Vol.13. P.207–209.
- Erichsen C.F.F. 1942. Neue danische Flechten // Ann. Mycol. Bd 40, No.1–2. S.140–149.
- Erichsen C.F.F. 1957. Flechtenflora von Nordwestdeutschland. Stuttgart. 411 S.
- Eriksson O., Baral H., Currah R.S., Hansen K., Kurtzman C.P., Rambold G., Laessøe T. 2003. Outline of *Ascomycota* — 2003 // Myconet. Vol.9. P.1–89.
- Eriksson O., Hawksworth D. 1998. Outline of the *Ascomycetes* — 1998 // Systema Ascomycetum. Vol.16, pt 1–2. P.84–179.
- Eriksson O., Winka K. 1997. Supraordinal taxa of *Ascomycota* // Myconet. Vol.1, pt 1. P.1–17.
- Esslinger T.L., Egan R.S. 1995. A sixth checklist of the lichen-forming, lichenicolous, and allied fungi of the continental United States and Canada // The Bryologist. Vol.98, No.4. P.467–549.
- Etayo J. 1988. Liqueues epifitos y hongos liquenicolas interesantes de Navarra (Espana) // Cryptog. Bryol. Lichenol. Vol.9, No.3. P.255–262.
- Etayo J., Aguerre B., Diederich P. 1993. Interesting or new lichens from Atlantic Pyrenees and north of the Iberian Peninsula. II // Nova Hedwigia. Vol.57, No.1–2. P.179–194.
- Faurel L., Ozenda P., Schotter G. 1951. Matériaux pour la flore lichenologique d'Algerie et de Tunisie. I // Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N. Vol.42. P.62–112.
- Fée A.L.A. 1824–1825. Essai sur les Cryptogames des écorces exotiques officinales. Paris. 167 p.
- Fink B. 1910. The lichens of Minnesota // Contr. U. S. Natl. Herb. Vol.14, No.1. P.1–269.
- Fink B. 1935 (1961). The Lichen Flora of the United States. Michigan. 426 p.
- Fitzpatrick H.M. 1920. Monograph of the *Coryneliaceae* // Mycologia. Vol.12. P.206–267.
- Flörke H.G. 1821. Deutsche Lichens, gesammelt und mit Anmerkungen herausgegeben. Berlin; Rostock. No.181–200. S.4–16.
- Fries E. 1817. Lichenum dianome nova. Lund. 106 p.
- Fries E. 1822. Systema mycologicum. T.2. Lund. 620 p.
- Fries E. 1824. Schedulae criticae de lichenibus exsiccates Sueciae. Fasc.3. Lund. 8 p.
- Fries E. 1825. Systema orbis vegetabilis. Lund. 350 p.
- Fries E. 1828. Elenchus fungorum. T.2. Greifswald. 154 p.
- Fries E. 1829. Systema mycologicum. T.3. Greifswald. 524 p.
- Fries E. 1831. Lichenographia Europaea reformata. Lund. 486 p.
- Fries E. 1846. Summa vegetabilium Scandinaviae. Holmiae, Lipsiae. 486 p.

- Fries T.M. 1860. Lichenes Arctoi. Preprint from: Acta Soc. Regiae Sci. Upsal. Ser. 3. Vol.3. P.103–398.
- Fries T.M. 1861. Genera Heterolichenum europaea recognita. Uppsala. 116 p.
- Fries T.M. 1865. En botanisk resa i Finmarken 1864 // Bot. Not. Vol.3. P.40.
- Fries T.M. 1871–1874. Lichenographia Scandinavica. Uppsala. Pars 1. 1871. P.1–324. Pars 2. 1874. P.325–639.
- Funk A. 1963. Studies in the genus *Caliciopsis* // Canad. J. Bot. Vol.41, No.4. P.503–543.
- Funk A., Kuijt J. 1981. *Mycocalicium viscinicola* sp. nov. (*Caliciales*) on mistletoe viscin in South America // Canad. J. Bot. Vol.60. P.191–193.
- Galloway D. 1979. Biogeographical elements in the New Zealand lichen flora // Plants and Islands / Ed. D. Bramwell. London. P.201–224.
- Galloway D. 1981. *Xanthoparmelia* and *Chondropsis* (*Lichenes*) in New Zealand // New Zealand J. Bot. Vol.18. P.525–552.
- Galloway D. 1987. Austral lichen genera: some biogeographical problems // Biblioth. Lichenol. Vol.25. P.385–399.
- Galloway D. 1988. Plate tectonics and the distribution of cool temperate Southern Hemisphere macrolichens // Bot. J. Linn. Soc. Vol.96. P.45–55.
- Galloway D. 1991. Biogeographical relationships of the Pacific tropical lichen floras // Tropical Lichens: Their Systematics, Conservation and Ecology / Ed. D. Galloway. Oxford. P.1–16.
- Gargas A., De Priest P.T., Grube M., Tehler A. 1995. Multiple origin of lichen symbiosis in fungi suggested by SSU rDNA phylogeny // Science. Vol.286. P.1492–1495.
- Gargas A., Taylor J.W. 1992. Molecular systematics of lichenized and non-lichenized fungi based on rDNA sequences // Second International Lichenological Symposium (IAL 2): Abstracts / Ed. I. Kärnefelt. Lund. P.9–10.
- Gargas A., Taylor J. 1995. Phylogeny of discomycetes and early radiations of the apothecial *Ascomycotyna* inferred from SSU rDNA sequence data // Exp. Mycol. Vol.19. P.7–15.
- Glück H. 1899. Entwurf zu einer vergleichenden Morphologie der Flechten-Spermogonien // Verh. Naturhist.-Med. Vereins Heidelberg. Bd 6. S.81–216.
- Goward T. 1999. Lichens of British Columbia: Pt 2 — Fruticose species. Victoria. 319 p.
- Goward T., Breuss O., Ryan B., Mc Cune B., Sipman H., Scheidegger C. 1996. Notes on the lichens and allied fungi of British Columbia. III // The Bryologist. Vol.99. P.439–449.
- Gray S.F. 1821. Natural Arrangement of British Plants. Vol.1. London. 824 p.
- Groner U. 2006. The genus *Chaenothecopsis* (*Mycocaliciaceae*) in Switzerland, and a key to European species // Lichenologist. Vol.38, No.5. P.395–406.
- Gustavsson H.E. 1995. The lichen flora on beech of Ödegärdet, Småland, SW Sweden // Svensk Bot. Tidskr. Vol.89. P.65–82.
- Hafellner J. 1984. Studien in Richtung einer natürlicher Gliederung der Sammelfamilien *Lecanoraceae* und *Lecideaceae* // Beih. Nova Hedwigia. Bd 79. S.241–371.
- Halonen P., Hyvarinen M., Kauppi M. 1991. The epiphytic lichen flora on conifers in relation to climate in the Finnish middle boreal subzone // Lichenologist. Vol.23. P.61–72.
- Harmand A. 1905. Lichens de France, catalogue, systematique et descriptif. Epinal. 156 p.
- Harper J.L., Ogden J. 1970. The reproductive strategy of higher plants. I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. // J. Ecol. Vol.58, No.3. P.681–698.
- Harris R.C. 1990. Some Florida lichens. New York. 85 p.
- Hawksworth D.L. 1972. Lichens 1961–1969 [Index of Fungi Supplement]. Kew. 78 p.
- Hawksworth D.L. 1980. Two little-known members of the *Mycocaliciaceae* on Polypores // Trans. Brit. Mycol. Soc. Vol.74, No.3. P.650.

- Hawksworth D.L. 1981. The lichenicolous *Coelomycetes* // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Bot. Vol.9, No.1. P.1–98.
- Hazslinszky F.A. 1884. A Magyar Birodalom zuzmó-flórája. 304 p.
- Hennig W. 1966. Phylogenetic systematics. Urbana. 263 p.
- Henssen A., Jahns H.M. 1974. *Lichenes*. Eine Einführung in die Flechtenkunde. Stuttgart. 467 p.
- Hernandez Padron C.E. 1992. Notas corológicas sobre la flora liquenica de las Islas Canarias. IV // Stud. Bot. Vol.10. P.143–149.
- Herre A.G. 1910a. Suggestion as to the origin of California's lichen-flora // Pl. World. Vol.30. P.215–220.
- Herre A.G. 1910b. The lichen flora of the Santa Cruz Peninsula, California // Proc. Wash. Acad. Sci. Vol.12. P.27–269.
- Heugel C.A. 1869. Zur Flechtenkunde des Ostseeprovinzen Russland // Korrespondenzbl. Naturf.-Vereins Riga. Bd 17, No.9. S.67–95.
- Hitch C. 2003. New, rare and interesting lichens // Brit. Lichen Soc. Bull. No.92. P.71–77.
- Holien H. 1996. Influence of site and stand factors on the distribution of crustose lichens of the *Caliciales* in a suboceanic spruce forest area in Central Norway // Lichenologist. Vol.28. P.315–330.
- Holien H. 1997. The lichen flora on *Picea abies* in a suboceanic spruce forest area in Central Norway with emphasis on the relationships to site and stand parameters // Nordic J. Bot. Vol.17. P.55–76.
- Honegger R. 1984. Scanning electron microscopy of the contact site of conidia and trichogynes in *Cladonia furcata* // Lichenologist. Vol.16. P.11–19.
- Honegger R. 1985. The hyphomycetous anamorph of *Coniocybe furfuracea* // Lichenologist. Vol.17. P.273–279.
- Imshaug H. 1977. Austral lichen populations // Adaptations Within Antarctic Ecosystems / Ed. G.A. Uano. Houston. P.947–966.
- IUCN Red List Categories. 1994. IUCN. Gland. 22 p.
- James P.W., Hawksworth D.L., Rose F. 1977. Lichen communities in the British Isles: A preliminary conspectus // Lichen Ecology / Ed. M.R.D. Seaward. London; New York; San Francisco. P.295–413.
- Janex-Favre M.C. 1977. Le developpement et la structure des pycnides de l'*Umbilicaria cinereorufescens* // Rev. Bryol. Lichenol. Vol.43. P.1–18.
- Jørgensen P.M. 1983. Distribution patterns of lichens in the Pacific Region // Austral. J. Bot. No.10. P.43–66.
- Kalb K. 1982. Neue bzw. Interessante Flechten aus (Mittel-)Europa 2 // Herzogia. Bd 6. S.77.
- Kalb K., Hafellner J. 1992. Bemerkenswerte Flechten und lichenicola Pilze von der Insel Madeira // Herzogia. Vol.9. P.45–102.
- Kappen L., Straka H. 1988. Pollen and spore transport into the Antarctic // Polar Biol. Vol.8. P.173–180.
- Kärnefelt I. 1980. Lichens of western North America with disjunctions in Macaronesia and West Mediterranean Region // Bot. Not. Vol.133. P.569–577.
- Kärnefelt I. 1990. Evidence of a slow evolutionary change in the speciation of lichens // Biblioth. Lichenol. Vol.38. P.291–306.
- Kärnefelt I. 1991. Evolutionary rates in the *Teloschistales* // Tropical Lichens: Their Systematics, Conservation and Ecology / Ed. D.J. Galloway. Systematic Association Special vol.43. Oxford. P.105–121.

- Keissler K. 1937–1938. *Pyrenulaceae* bis *Mycoporaceae Coniocarpineae* // Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. Leipzig. Bd 9, Abt. I, Teil 2. S.1–846.
- Koerber G.W. 1855. *Systema lichenum Germaniae*. Breslau. 458 p.
- Koerber G.W. 1865. *Parerga Lichenologica*. Breslau. 550 p.
- Kondratyuk S.Ya., Popova L.P., Lackovičová A., Pišút I. 2003. A Catalogus of Eastern Carpathian Lichens. Kiev; Bratislava. 262 p.
- Koponen T. 1972. Speciation in the *Mniaceae* // J. Hattori Bot. Lab. Vol.35. P.142–154.
- Krempelhuber A. 1869. *Prodromus Lichenographiae insulae Maderae* // Flora. P.230–235.
- Kuusinen M., Kaipiainen H., Puolasmaa A., Ahti T. 1995. Threatened lichens in Finland // Cryptog. Bot. No.5. P.247–251.
- Lamb I.M. 1963. *Index nominum lichenum*. New York. 809 p.
- Laurer F. 1827. *Siebersche Lichenen* // Linnaea. Vol.2. P.1–38.
- Laurila M. 1940. *Addenda ad Floram Fenniae lichenologicam* // Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo. Vol.15, No.2. P.1–16.
- Leighton W.A. 1857. *New British Lichens* // Ann. Mag. Nat. Hist. Vol.2, No.19. P.129–133.
- Leighton W.A. 1871. *The Lichen-Flora of Great Britain, Ireland and the Channel Islands*. Shrewsbury. 467 p.
- Letroit-Galinou M.-A. 1971. Etude sur le *Lobaria laetevirens* (Light.) Zahlbr. (Discolichen, Stictaceae). II: Le développement des pycnides // Bull. Soc. Bot. France. Vol.119. P.477–486.
- Lettau G. 1940. Flechten aus Mitteleuropa // Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. Vol.119.
- Léveillé J.H. 1842. *Observation médicales et énumération des plantes recueillies en Tauride // Voyage dans la Russie Méridionale de la Crimée de M. Anatole de Demidoff*. Paris. P.135–152.
- Lindau G. 1913. *Die Flechten. Eine Übersicht unserer Kenntnisse*. Berlin; Leipzig. 123 p.
- Lindsay W.L. 1872. *Memoir on the spermogones and pycnides of crustaceous lichens* // Trans. Linn. Soc. London. Vol.28. P.189–318.
- Linnaeus C. 1753. *Species Plantarum*. Holmiae. 1200 p.
- Llimona X., Hladun N.L. 2001. Checklist of the lichens and lichenicolous fungi of the Iberian Peninsula and Balearic Islands // *Bocconea*. Vol.14. P. 1–581.
- Löfgren O., Tibell L. 1979. *Sphinctrina* in Europe // *Lichenologist*. Vol.11, No.2. P.109–137.
- Longton R.E., Schuster R.M. 1983. *Reproductive biology* // *New Manual of Bryology* / Ed. R.M. Schuster. Vol.1. Nichinan. P.386–462.
- Lopez-Figueiras M. 1986. *Censo de macrolíquenes venezolanos de los estados Falcon, Lara, Merida, Tachira y Trujillo*. Merida. 95 p.
- Lumbsch H.T. 1997. *Systematic studies in the suborder Agyrineae (Lecanorales)* // J. Hattori Bot. Lab. Vol.83. P.1–73.
- Lumbsch H.T., Schmidt L., Döring H., Wedin M. 2001. Molecular systematics supports the recognition of an additional order of *Ascomycota*: the *Agyriales* // *Mycol. Res.* Vol.105. P.16–23.
- Luttrell E.S. 1951. *Taxonomy of the pyrenomycetes* // *Univ. Missouri Stud.* Vol.24. P.1–120.
- Lutzoni F.M., Brodo I.M. 1995. A generic redelimitation of the *Ionaspis-Hymenelia* complex (lichenized *Ascomycotina*) // *Syst. Bot.* Vol.20. P.224–258.
- Massalongo A. 1855. *Schedulae criticae in Lichenis exsiccatis Italiae*. Verona. Vol.1–10. 188 p.
- Massalongo A. 1860. *Esame comparativo di alcuni generi di licheni* // *Atti Reale Ist. Veneto Sci. Lett. Arti*. Ser.3. Vol.5. P.247–337.
- Massalongo A. 1861. *Lichenis Capenses quot collegit in itinere 1857–1868 Dr Wawra* // *Mem. Reale Ist. Veneto Sci.* Vol.10. 33 p.

- Mereschkowsky K.S. 1920. *Enumeratio Lichenum in peninsula Taurica hucusque cognitorum* // *Bull. Soc. Bot. France*. Vol.67. P.186–292.
- Merrill G.K. 1909. *Lichenes exsiccati* // *The Bryologist*. Vol.12, No.6. P.107.
- Meyer C.F.W. 1825. *Die Entwicklung, Metamorphose und Fortpflanzung der Flechten*. Göttingen. 372 p.
- Migula T. 1927–1931. *Kryptogamen-Flora von Deutschland, Deutsch-Österreich und der Schweiz*. Bd 4. Flechten. Teil 2. Berlin-Lichterfelde. 868 S. (O.W. Thomé. *Flora von Deutschland*, Bd 12.)
- Möller A. 1887. *Über die Kultur flechtenbildender Ascomyceten ohne Algen*: Dissertation. Münster. 350 S.
- Montagne C. 1846. *Aperçu morphologique de la famille des Lichens* // *Dictionnaire universel d'Histoire naturelle / C. d'Orbigny*. Paris. Vol.7. P.342–351.
- Motiejunaite J. 1999. Checklist of lichens and allied fungi of Lithuania // *Botanica Lithuanica*. Vol.5, No.3. P.251–269.
- Müller Argoviensis J. 1882. *Diagnoses lichenum socotrensium novorum* // *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*. Vol.11. P.457–472.
- Müller Argoviensis J. 1884. *Lichenologische Beiträge*. XX // *Flora*. Bd 67. S.613–621.
- Müller Argoviensis J. 1887. *Lichenologische Beiträge*. XXVI // *Flora*. Bd 70, No.18. S.283–288.
- Müller Argoviensis J. 1888. *Lichenologische Beiträge*. XXX // *Flora*. Bd 71. S.528–552.
- Müller Argoviensis J. 1889. *Lichenes Spegazziniani in Staaten Island, Fuegia et in regione Freti Magallanici lecti* // *Nuovo Giorn. Bot. Ital.* Vol.21. P.35–54.
- Müller Argoviensis J. 1891. *Lichenes Brisbaneensis* // *Nuovo Giorn. Bot. Ital.* Vol.23. P.385–404.
- Müller Argoviensis J. 1892. *Lichenes Knightiani, in Nova Zelandia lecti additis nonnullis aliis ejusdem regionis, quos exponit* // *Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique*. Vol.31. P.22–42.
- Müller Argoviensis J. 1894. *Lichenes Usambarenses* // *Bot. Jahrb.* Vol.20. P.238–298.
- Muñiz D., Hladun N.L. 2006. *Mycocalicium llimonae*, a new species from the Iberian Peninsula // *Lichenologist* (in press).
- Murray J. 1960. *Studies of New Zealand lichens. I. The Coniocarpineae* // *Trans. Roy. Soc. New Zealand*. Vol.88. P.177–195.
- Nádvorník J. 1932a. *Lišejníková flora doubrav v okolí Užhorodu. Lichenes in Quercetis prope opp. Užhorod (ČSR)* // *Sborn. Klubu Přír. v Brně*. Vol.14. P.77–79.
- Nádvorník J. 1932b. *Lišejníky Podkarpatské Rusi* // *Sborn. Klubu Přír. v Brně*. Vol.15. P.90–99.
- Nádvorník J. 1934. *Calicieae-Studien aus der Tschechoslowakei* // *Repert. Spec. Nov. Regni Veg.* Vol.36. P.307–322.
- Nádvorník J. 1936. *Několik nových a zajímavých lišejníků Československých* // *Sborn. Klubu Přír. v Brně*. Vol.18. P.54–55.
- Nádvorník J. 1937a. *Eine Neue Caliciaceae-Art aus Rumänien* // *Acta Fauna Fl. Universali*. Ser. 2, Bot. Bd 2, No.8–11. S.16.
- Nádvorník J. 1937b. *Bestimmungsschlüssel der rumänischen Calicieae* // *Acta Fauna Fl. Universali*. Ser. 2, Bot. Bd 2, No.12–13. S.6–9.
- Nádvorník J. 1938. *Nouveaux et intéressants lichens de Tchécoslovaquie* // *Věstn. Král. České Společn. Nauk*. P.1–3.
- Nádvorník J. 1940a. *Systematische Übersicht der mitteleuropäischen Arten der Flechtenfamilie Caliciaceae* // *Preslia*. Vol.18–19. P.113–129.
- Nádvorník J. 1940b. *Systematische Übersicht der Gattungen Embolidium Sacc. und Mycocalicium Vain. in Mitteleuropa*. Praga. 9 S.
- Nádvorník J. 1941a. *Über die Pilzgattung Stenocybe Nyl.* Praga. 5 S.

- Nádvořník J. 1941b. Über die Schläucheentwicklung bei der Flechte *Coniocybe gracilentia* Ach. // Stud. Bot. Čech. Vol.4, No.3–4. P.158–159.
- Nádvořník J. 1942a. Systematische Übersicht der mitteleuropäischen Arten der Flechtenfamilie *Caliciaceae* // Stud. Bot. Čech. Vol.5, No.1–2. P.6–46.
- Nádvořník J. 1942b. Beiträge zur Kenntnis der aussereuropäischen coniocarpen Flechten // Ann. Mycol. Vol.40, No.1–2. P.133–139.
- Nádvořník J. 1942c. Kurze Übersicht der Flechtenfamilie *Caliciaceae* // Stud. Bot. Čech. Vol.5, No.3–4. P.121–128.
- Nannfeldt J.A. 1932. Studien über die Morphologie und Systematik der nicht-lichenisierten inoperculaten Discomyceten // Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsal. Ser.4. Bd 8, No.2. S.1–368.
- Neubner E. 1883. Beiträge zur Kenntnis der Calicieen // Flora. Vol.66. P.291–301.
- Neubner E. 1893. Untersuchungen über den Thallus und die Früchtanfänge der Calicieen // Wiss. Beilage IV. Jahresb. K. Gymn. Plauen. S.1–12.
- Nimis P.L. 1993. The lichens of Italy (an annotated catalogue) // Mus. Regionale Sci. Nat. Torino. Monogr. Vol.13. P.1–897.
- Norrlin J.P. 1871. Nagra anteckningar till mellersta fanlands (n. v. Tavastlands) flora // Not. Sällsk. Fauna Fl. Fenn. Förh. Vol.11. P.173.
- Norrlin J.P. 1873. Öfversigt af Tonrea (Muonio) och angränsande delar af Kemi Lappmarkens mossor och lafvar // Not. Sällsk. Fauna Fl. Fenn. Förh. Vol.13. P.271–348.
- Norrlin J.P. 1876. Flora Kareliae Onegensis. II // Meddel. Soc. Fauna Fl. Fenn. Vol.1. P.1–46.
- Notaris G. de. 1847. Abozzo di una nuova disposizione della Calicée // Giorn. Bot. Ital. Vol.2. P.299–320.
- Nowak J., Tobolewski Z. 1975. Porosty Polskie. Warszawa; Krakow. 1174 p.
- Nylander W. 1854. Études sur les lichens de l'Algérie // Mém. Soc. Sci. Nat. Chérbourg. Vol.2. P.305–344.
- Nylander W. 1855. Essai d'une nouvelle classification des Lichens, 2 // Mém. Soc. Sci. Nat. Chérbourg. Vol.3. P.161–202.
- Nylander W. 1857a. Monographia calicieorum. Helsingfors. 34 p.
- Nylander W. 1857b. Énumération générale des Lichens. Suppl. // Mém. Soc. Sci. Nat. Chérbourg. Vol.5. P.332–339.
- Nylander W. 1857c. Prodromus Lichenographiae Galliae et Algeriae // Actes Soc. Linn. Bordeaux. Vol.21. P.249–467.
- Nylander W. 1859a. Herbarium Musei Fennici / W. Nylander, T. Saelan. Helsingfors. 118 p.
- Nylander W. 1859b. Lichenes in regionibus exoticis quibusdam vigentes // Ann. Sci. Nat. Ser. 4, Bot. Vol.11. P.205–264.
- Nylander W. 1860. Synopsis methodica Lichenum. Paris. T.1, pt 2. P.141–430.
- Nylander W. 1861a. Lichenes Scandinaviae sive Prodromus Lichenographiae Scandinaviae // Not. Sällsk. Fauna Fl. Fenn. Förh. Vol.5. P.1–313.
- Nylander W. 1861b. Expositio lichenum Novae Caledoniae // Ann. Sci. Nat. Ser. 4, Bot. Vol.15. P.37–54.
- Nylander W. 1862. *Tylophoron* et *Parathelium* genera Lichenum nova // Bot. Zeitung. Bd 20. S.278–279.
- Nylander W. 1863. Lichenographiae Novo-Granatensis Prodromus // Acta Soc. Sci. Fenn. Vol.7. P.415–504.
- Nylander W. 1864. Lichenes in Aegypto a cel. Ehrenberg collecti // Act. Soc. Linn. Bordeaux. Vol.25. P.59–66.
- Nylander W. 1867a. Addenda nova ad Lichenographiam europaeam. Continuatio sexta [6] // Flora. Vol.50. P. 369–374.

- Nylander W. 1867b. Lichenes Kurziani e Calcutta // Flora. Vol.50. P.3–9.
- Nylander W. 1868a. Synopsis lichenum Novae Caledoniae // Bull. Soc. Linn. Normandie. Vol.2. P.39–140.
- Nylander W. 1868b. Addenda nova ad Lichenographiam europaeam. Continuatio septima [7] // Flora. Vol.51. P.161–165.
- Nylander W. 1869. Addenda nova ad Lichenographiam europaeam. Continuatio duodecima [12] // Flora. Vol.27. P.409–413.
- Nylander W. 1874. Addenda nova ad Lichenographiam europaeam. Continuatio septima decima [17] // Flora. Vol.57. P.1–16.
- Nylander W. 1875. Addenda nova ad Lichenographiam europaeam. Continuatio nona decima [19] // Flora. Vol.58. P.1–16.
- Nylander W. 1876. Collemacei, Caliciei, Cladonie et Thelotremai Cubani novi // Flora. Vol.59. P. 558–562.
- Nylander W. 1888a. Addenda nova ad Lichenographiam europaeam. Continuatio quarta et tricesima [34] // Flora. Vol.63. P.392–394.
- Nylander W. 1888b. Lichenes Fuegiae et Patagoniae. Paris. 36 p.
- Nylander W. 1896. Les lichens des environs de Paris. Paris. 142 p.
- Nylander W. 1900. Lichenes Ceylonenses et Addilamentum ad Lichenes Japoniae // Acta Soc. Sci. Fenn. Vol.26, No.10. P.1–33.
- Osorio H. 1980. Contribution to the lichen flora of Argentina XII. New or additional records from the Buenos Aires Province // The Bryologist. Vol.83. P.219–220.
- Pant G., Awasthi D.D. 1989. *Caliciales* from India and Nepal // Biovigyanam. Vol.15. P.3–27.
- Persoon C.H. 1794. Einige Bemerkungen über die Flechten: Nebst Beschreibungen einiger neuer Arten aus dieser Familie der Aftermoose // Ann. Bot. (Usteri). Bd 7. S.1–36.
- Peterson E.B., Rikkinen J. 1998. *Stenocybe fragmenta*, a new species of *Mycocaliciaceae* with fragmenting spores // Mycologia. Vol.90, No.6. P.1087–1090.
- Peterson E.B., Rikkinen J. 1999. Range extentions of selected pin-lichens and allied fungi in the Pacific Northwest // The Bryologist. Vol.102. P.370–377.
- Phillips W. 1875. A new British *Sphinctrina* // Gard. Chron. N. S. No.4. P.165.
- Pišút I., Lackovičová A., Lisická E. 1996. A second checklist and bibliography of Slovak lichens // Biológia (Bratislava). Vol.51. Suppl.3. Sect. Bot. P.1–77.
- Poelt J. 1969. Bestimmungsschlüssel europäischer Flechten. Lehre. 450 S.
- Poelt J. 1970. Das Konzept der Arten-Paaren bei den Flechten // Deutsch. Bot. Ges. N. F. Bd 4. S.187–198.
- Poelt J. 1974 (1973). Classification // The Lichens / Eds. V. Ahmadjian, M.E. Hale. New York; London. P.599–632.
- Poelt J., Vězda A. 1981. Bestimmungsschlüssel europäischen Flechten. Ergänzungsheft II // Biblioth. Lichenol. Bd 16. S.1–320.
- Poes T. 1976. Correlations between the tropical African and Asian bryofloras // J. Hattori Bot. Lab. Vol.41. P.95–106.
- Purvis O.W., Coppins B.J., Hawksworth D.L., James P.W., Moore D.M. 1992. The Lichen Flora of Great Britain and Ireland. London. 710 p.
- Rabenhorst G.L. 1845. Deutschlands Kryptogamenflora. Leipzig.
- Rambold G., Mayrhofer H., Matzer M. 1994. On the ascus types in the *Physciaceae* (*Lecanorales*) // Pl. Syst. Evol. Vol.192. P.31–40.
- Randlane T., Saag A. 1999. A second checklist of lichenized, lichenicolous and allied fungi of Estonia // Folia Cryptog. Estonica. Vol.35. P.1–132.

- Räsänen V. 1939. Die Flechtenflora der nördlichen Küstengegend am Laatokka-See // Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo. Vol.12. P.1–135.
- Räsänen V. 1943. Das System der Flechten // Acta Bot. Fenn. Vol.33. P.1–82.
- Räsänen V. 1949. Lichenes novi. V // Arch. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo. Vol.3. P.178–188.
- Räsänen V. 1950. Lichenes novi. VI // Arch. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo. Vol.5. P.25–32.
- Raths H. 1938. Experimentelle Untersuchungen mit Flechtengonidien aus der Familie der Caliciaceen // Ber. Schweiz. Bot. Ges. Bd 48. S.329–416.
- Reinke J. 1895. Abhandlungen über Flechten. III–IV // Jahrb. Wiss. Bot. Bd 28. S.39–150.
- Rikkinen J. 1995. What's behind the pretty colours? A study on the photobiology of lichens // Bryobrothera. Vol.4. P.1–239.
- Rikkinen J. 1998. *Chaenotheca olivaceorufa* (Caliciales) new to North America // The Bryologist. Vol.101, No.4. P.558–559.
- Rikkinen J. 1999. Two new species of resinicolous *Chaenothecopsis* (Mycocaliciaceae) from western North America // The Bryologist. Vol.102, No.3. P.366–369.
- Rikkinen J. 2003a. *Chaenothecopsis nigripunctata*, a remarkable new species of resinicolous *Mycocaliciaceae* from western North America // Mycologia. Vol.95, No.3. P. 98–103.
- Rikkinen J. 2003b. New resinicolous ascomycetes from beaver scars in western North America // Ann. Bot. Fenn. Vol.40. P.443–450.
- Rikkinen J., Poinar G. 2000. A new species of resinicolous *Chaenothecopsis* (Mycocaliciaceae, Ascomycota) from 20 million year old Bitterfeld amber, with remarks on the biology of resinicolous fungi // Mycol. Res. Vol.104, No.1. P.7–15.
- Rose F. 1976. Lichenological indicators of age and environmental continuity in woodlands // Lichenology: Progress and Problems / Ed. M.R.D. Seaward. London. P.276–308.
- Rose F. 1988. Phytogeographical and ecological aspects of Lobarion communities in Europe // Bot. J. Linn. Soc. No.96. P.69–79.
- Saccardo P.A. 1889. Sylloge fungorum. T.8. Patavii. 1143 p.
- Saccardo P.A. 1892. Sylloge fungorum. T.10. Patavii. 964 p.
- Salwey T. 1863. On some new British lichens // Trans. Bot. Soc. Edinburgh. Vol.7. P.557.
- Samuels G., Buchanan D.E. 1983. Ascomycetes of New Zealand 5. *Mycocalicium schefflerae* sp. nov., its ascus structure and *Phialophora* anamorph // New Zealand J. Bot. Vol.21. P.163–170.
- Santesson R. 1943. South American Calicia... // Ark. Bot. Vol.30A, No.14. P.1–12.
- Santesson R. 1950. The new systematics of lichenized fungi // VII International Botanical Congress: Abstracts. Stockholm. P.809–810.
- Santesson R. 1993. The lichenes and lichenicolous fungi of Sweden and Norway. Lund. 240 p.
- Santesson R., Moberg R., Nordin A., Tønsberg T., Vitikainen O. 2004. Lichen-forming and lichenicolous fungi of Fennoscandia. Göteborg. 359 p.
- Sarrion F.J., Aragon G., Burgaz A.R. 1999. Studies on mazaediate lichens and calicioid fungi of the Iberian Peninsula // Mycotaxon. Vol.71. P.169–198.
- Sarrion F.J., Martinez I., Burgaz A.R. 1993. Liqueues epífitos de Sierra Madrona (Ciudad Real, Espana) // Cryptog. Bryol. Lichenol. Vol.14, No.4. P.389–400.
- Schaerer L.E. 1850. Enumeratio critica lichenum europaeorum. Bern. 327 p.
- Scheard J.W. 1977. Paleogeography, chemistry and taxonomy of the lichenized *Ascomycetes* *Dimelaena* and *Thamnolia* // The Bryologist. Vol.80. P.100–118.
- Schmidt A. 1970a. Ascustypen in der Familie Caliciaceae (Ordnung Caliciales) // Deutsch. Bot. Ges. N. F. Bd 4. S.127–137.
- Schmidt A. 1970b. Anatomisch-taxonomische Untersuchungen an europäischen Arten der Flechtenfamilie Caliciaceae // Mitt. Staatsinst. Allg. Bot. Hamburg. Bd 13. S.111–166.

- Schofield W.B. 1974. Bipolar disjunctive mosses in the Southern Hemisphere with particular reference to New Zealand // J. Hattori Bot. Lab. Vol.38. P.13–32.
- Schofield W.B. 1988. Bryophyte disjunctions in the Northern Hemisphere: Europe and North America // Bot. J. Linn. Soc. Vol.98. P.211–224.
- Schuster R.M. 1969. Problems of antipodal distribution in lower land plants // Taxon. Vol.18. P.46–91.
- Schuster R.M. 1979. On the persistence and dispersal of transantarctic *Hepaticae* // Canad. J. Bot. Vol.57. P.2179–2225.
- Schuster R.M. 1982. Generic and familial endemism in the hepatic flora of Gondwanaland: origins and causes // J. Hattori Bot. Lab. Vol.54. P.3–35.
- Schuster R.M. 1983. Phytogeography of the *Bryophyta* // New Manual of Bryology / Ed. R.M. Schuster. Vol.1. Nichinan. P.463–626.
- Schwendener S. 1860. Untersuchungen über den Flechtenthallus. Zürich. 25 S.
- Seaward M.R.D. 1988. Contribution of lichens to ecosystems // Handbook of Lichenology. Vol.2. P.107–129.
- Selva S. 1988. The *Caliciales* of Northern Maine // The Bryologist. Vol.91. P.2–17.
- Selva S. 1994. Lichen diversity and stand continuity in the northern hardwoods and spruce-fir forests of northern New England and western New Brunswick // The Bryologist. Vol.97. P.424–429.
- Selva S. 1996. Using lichens to assess ecological continuity in north-eastern forests // Eastern Old-Growth Forests / Ed. M.B. Davis. Washington. P.35–48.
- Selva S. 2004. *Coniocybe gracilescens* and species of *Sphinctrina* with 1-septate spores // Symbol. Bot. Upsal. Vol.34, No.1. P.19–23.
- Selva S., Tibell L. 1999. Lichenized and non-lichenized fungi from North America // The Bryologist. Vol.102, No.3. P.377–397.
- Sérusiaux E. 1989. Liste rouge des macrolichens dans la Communauté Européenne Centre de Recherches sur les Lichens, Département de Botanique. Liege. 48 p.
- Servít M. 1929. Zur Flechtenflora des Südbanat // Verh. Mitth. Siebenbürg. Vereins Naturwiss. Hermannstadt. Bd 79, Hf.2, Pt 2. S.1–10.
- Servít M., Nádvorník J. 1932. Flechten aus der Čechoslovakei. II. Karpatorussland und Südoslovakei // Věstn. Král. České Společn. Nauk. P.1–42.
- Servít M., Nádvorník J. 1936. Flechten aus der Čechoslovakei. V. Karpatorussland // Věstn. Král. České Společn. Nauk. P.1–24.
- Sipman H.J.M. 1983. A monograph of the lichen family *Megalosporaceae* // Biblioth. Lichenol. Vol.18. P.1–241.
- Sipman H.J.M. 1992. The origin of the lichen flora of the Colombian Páramos // Páramo and Andean Ecosystem Under Human Influence / Eds. H. Balslev, L. Luteyn. London. P.95–109.
- Smith A.L. 1912. An alien species: *Xylobotryum caespitosum* A.L. Sm. // Trans. Brit. Mycol. Soc. Vol.3. P.331–332.
- Smith A.L. 1918. A monograph of the British Lichens. Pt 1. London. 519 p.
- Smith A.L. 1921a. A handbook of the British Lichens. London. 168 p.
- Smith A.L. 1921b. Lichens. Cambridge. 464 p.
- Somermaa A. 1972. Ecology of epiphytic lichens in main Estonian forest types // Scripta Mycol. No.4. P.1–117.
- Spegazzini C. 1888. Fungi Fuegeani // Bol. Acad. Nac. Ci. (Córdoba). Vol.11. P.135–308.
- Sprengel C.P.J. 1827. Caroli Linnaei Systemate Vegetabilium. Ed. 16. Göttingen. Vol.4. 290 p.

- Stevens N. 1991. The tropical Pacific species of *Usnea* and *Ramalina* and their relationship to the species in other parts of the world // *Tropical Lichens: Their Systematics, Conservation and Ecology* / Ed. D. Galloway. Oxford. P.47–67.
- Stirton J. 1876. Foreign lichens // *Trans. Glasgow Soc. Field Naturalists*. Vol.4. P.165–168.
- Stirton J. 1879. New and rare lichens from India and the Hymalayas // *Proc. Roy. Phil. Soc. Glasgow*. Vol.11. P.306–322.
- Stirton J. 1881. On the vegetable parasites on the tea plant, more especially that of Assam // *Proc. Roy. Phil. Soc. Glasgow*. Vol.13. P.181–193.
- Stizenberger E. 1862. Beitrag zur Flechtensystematik // *Ber. Thatigk. St. Gallischen Naturwiss. Ges.* P.124–182.
- Stizenberger E. 1882. Lichenes Helvetici // *Jahrb. St. Gallischen Naturwiss. Ges.* P.255–522.
- Stizenberger E. 1890–1891. Lichenaea africana. St. Gallen. 280 p.
- Stoltze M., Pihl S. 1998. Rødliste 1997 over planter og dyr i Danmark. Hørsholm. 74 p.
- Suza J. 1933. Ozeanische Züge in der epiphytischen Flechtenflora der Ostkarpaten // *Věstn. Král. České Společn. Nauk*. Bd 4. S.33.
- Swinskow T.D.V., Krog H. 1988. Macrolichens of East Africa. London. 390 p.
- Sydow P. 1887. Die Flechten Deutschland. Berlin. 331 S.
- Szatala Ö. 1922. Újabb adatok Ungvarmegye zúzmóflórájának ismeretéhez // *Magyar Bot. Lapok*. P.33–63.
- Szatala Ö. 1926. Revisio critica Coniocarpinearum Hungariae // *Ann. Hist.-Nat. Mus. Natl. Hung.* Vol.24. P. 99–135.
- Szatala Ö. 1927. Lichenes Hungariae I. *Pyrenocarpeae* — *Gymnocarpeae* (*Coniocarpineae*) (Magyarország zúzmóflórája) // *Folia Cryptog.* Vol.1, No.5. P.337–434.
- Szatala Ö. 1930. Beiträge zur Flechtenflora von Bulgarien. II // *Magyar Bot. Lapok*. Vol.29. P.58–104.
- Takhtadjan A. 1986. Floristic Regions of the World / Eds. A. Cronquist et al. Los Angeles. 523 p.
- Tehler A. 1983. The genera *Dirina* and *Roccellina* // *Opera Bot.* Vol.70. P.1–86.
- Tehler A. 1990. A new approach to the phylogeny of *Euascomycetes* with a cladistic analysis of *Arthoniales* focusing on *Roccellaceae* // *Canad. J. Bot.* Vol.68. P.2558–2592.
- Tehler A. 1996. Systematics, phylogeny and classification // *Lichen Biology* / Ed. T.H. Nash III. Cambridge. P.217–239.
- Terron A., Lopez de Silanes M.E., Etayo J. 1992. Guia de la excursion de la Sociedad Espanola de Liquenologia a Fuentes Carrionas y Sierra de Riano (Leon-Palencia) / Dept. Biol. Veg. Univ. Leon. Leon. P.1–104.
- Tewari V.P., Pant D.C. 1966. *Ascomycetes* of India. 1 // *Mycologia*. Vol.58. P.57–65.
- Thomson J.W. 1984. American Arctic Lichens. Vol.2. The Microlichens. Wisconsin. 675 p.
- Thomson J.W. 1995. The distribution of arctic lichens and thoughts concerning their origin // *Lichenologist*. Vol.27, No.6. P.411–416.
- Tibell L. 1969. The genus *Cyphelium* in Northern Europe // *Svensk Bot. Tidskr.* Vol.63. P.465–485.
- Tibell L. 1971. The genus *Cyphelium* in Europe // *Svensk Bot. Tidskr.* Vol.65. P.138–164.
- Tibell L. 1975. The *Calicales* of Boreal North America // *Symb. Bot. Upsal.* Vol.21, No.2. P.1–128.
- Tibell L. 1976. The genus *Thelomma* // *Bot. Not.* Vol.129. P.221–249.
- Tibell L. 1978a. *Calicales* exsiccatae. I // *Publ. Herb. Univ. Uppsala*. No.1. P.1–15.
- Tibell L. 1978b. The genus *Microcalicium* // *Bot. Not.* Vol.131. P.229–246.
- Tibell L. 1978c. Comments on *Calicales* exsiccatae I // *Lichenologist*. Vol.10. P.171–178.
- Tibell L. 1979. *Calicales* exsiccatae. II // *Publ. Herb. Univ. Uppsala*. No.4. P.1–15.

- Tibell L. 1980. The genus *Chaenotheca* in the Northern Hemisphere // *Symb. Bot. Upsal.* Vol.23, No.1. P.1–65.
- Tibell L. 1981a. Comments on *Calicales* exsiccatae II // *Lichenologist*. Vol.13. P.51–64.
- Tibell L. 1981b. Notes on *Calicales*. III. Some species from Africa // *Lichenologist*. Vol.13. P.161–165.
- Tibell L. 1981c. Formation of spore ornamentation in two *Sphaerophorus* species // *Nordic J. Bot.* Vol.1. P.333–340.
- Tibell L. 1982a. *Calicales* exsiccatae. III // *Publ. Herb. Univ. Uppsala*. Vol.10. P.1–10.
- Tibell L. 1982b. *Calicales* of Costa Rica // *Lichenologist*. Vol.14. P.219–254.
- Tibell L. 1984a. *Calicales* exsiccatae. IV // *Publ. Herb. Univ. Uppsala*. Vol.12. P.1–9.
- Tibell L. 1984b. A reappraisal of the taxonomy of *Calicales* // *Beih. Nova Hedwigia*. Vol.79. P.597–714.
- Tibell L. 1985. *Calicales* exsiccatae. V // *Publ. Herb. Univ. Uppsala*. Vol.16. P.1–9.
- Tibell L. 1987a. Typification of names of infrageneric taxa described by Acharius and placed by him in *Calicales* // *Ann. Bot. Fenn.* Vol.22. P. 257–280.
- Tibell L. 1987b. Australasian *Calicales* // *Symb. Bot. Upsal.* Vol.27, No.1. P.1–279.
- Tibell L. 1990. Anamorphs in *Mycocalicium albonigrum* and *M. subtile* // *Nordic J. Bot.* Vol.10. P.221–242.
- Tibell L. 1991a. The *Asterophoma* anamorph of *Chaenothecopsis savonica* and its hyphomycetous synanamorph // *Canad. J. Bot.* Vol.69. P. 2427–2433.
- Tibell L. 1991b. Revision of some taxa of *Calicales* described by W. Nylander // *Ann. Bot. Fenn.* Vol.28. P. 117–121.
- Tibell L. 1991c. A new species of *Stenocybe* from Western North America // *The Bryologist*. Vol.94, No.4. P.413–415.
- Tibell L. 1992. Crustose lichens as indicators of forest continuity in boreal coniferous forests // *Nordic J. Bot.* Vol.12. P.427–450.
- Tibell L. 1993a. The anamorphs of *Chaenothecopsis viridireagens* // *Nordic J. Bot.* Vol.13. P.331–35.
- Tibell L. 1993b. The anamorphs of *Chaenotheca deludens* // *Nordic J. Bot.* Vol.13. P.441–445.
- Tibell L. 1993c. *Calicales* exsiccatae 9 // *Thunbergia*. Vol.18. P.1–15.
- Tibell L. 1994. Distribution patterns and dispersal strategies of *Calicales* // *Bot. J. Linn. Soc.* Vol.116. P.159–202.
- Tibell L. 1995. The anamorph of *Chaenothecopsis debilis* // *Mycologia*. Vol.87. P.245–252.
- Tibell L. 1996a. *Phaeocalicium* (*Mycocaliciaceae*, *Ascomycetes*) in Northern Europe // *Ann. Bot. Fenn.* Vol.33. P. 205–221.
- Tibell L. 1996b. *Calicales* // *Flora Neotropica Monograph*. Vol.69. P. 1–78.
- Tibell L. 1997. Anamorphs in mazaediate lichenized fungi and the *Mycocaliciaceae* («*Calicales* s. lat.») // *Symb. Bot. Upsal.* Vol.32, No.1. P.291–322.
- Tibell L. 1998a. Vainio's ideas on the classification of calicioid lichens // *Recollecting Edvard August Vainio* / Eds. M.P. Marcelli, T. Ahti. San Paulo. P.95–111.
- Tibell L. 1998b. Practice and prejudice in lichen classification // *Lichenologist*. Vol.30. P.439–453.
- Tibell L. 1998c. Crustose mazaediate lichens and the *Mycocaliciaceae* in temperate South America // *Biblioth. Lichenol.* Vol.71. P.1–107.
- Tibell L. 1999. *Calicales* // *Nordic Lichen Flora* / Eds. T. Ahti, P.M. Jørgensen, H. Kristinsson, R. Moberg, U. Søchting, G. Thor. Vol.1. Uddevalla. P.20–93.
- Tibell L. 2000. A synopsis of crustose calicioid lichens and fungi from mainland Africa and Madagascar // *Nordic J. Bot.* Vol.20, No.6. P.717–742.

- Tibell L. 2003. *Tholurna dissimilis* and generic delimitation in *Caliciaceae* inferred from nuclear ITS and LSU rDNA phylogenies (*Lecanorales*, lichenized ascomycetes) // Mycol. Res. Vol.107, No.13. P.1403–1418.
- Tibell L., Constantinescu O. 1991. *Catenomycopsis rosea* gen. and sp. nov. (*Hyphomycetes*), the anamorph of *Chaenothecopsis haematopus* // Mycol. Res. Vol.96. P.556–560.
- Tibell L., Höfsten A. 1968. Spore evolution of the Lichen *Texosporium sancti-jacobi* (*Cyphelium sancti-jacobi*) // Mycologia. Vol.60. P.553–559.
- Tibell L., Ryman K. 1995. Revision of species of *Chaenothecopsis* with short stalks // Nova Hedwigia. Vol.60. P.199–218.
- Tibell L., Thor G. 2003. Calicioid lichens and fungi of Japan // J. Hattori Bot. Lab. Vol.94. P.205–259.
- Tibell L., Titov A.N. 1995. Species of *Chaenothecopsis* and *Mycocalicium* (*Caliciales*) on exudates // The Bryologist. Vol.98. P.550–560.
- Tibell L., Titov A.N., Lisická E. 2003. Calicioid lichens and fungi described by J. Nádvorník // Mycotaxon. Vol.18. P.3–24.
- Tibell L., Wedin M. 2000. *Mycocaliciales* — a new order of non-lichenized calicioid fungi // Mycologia. Vol.92. P.577–581.
- Timkó G. 1925. Új adatok a Budai és Szentendre — Visegrádi hegyvidék zúzmóvegetációjának ismeretéhez // Bot. Közlem. Vol.22. P.81–104.
- Titov A.N. 1992. The genus *Chaenothecopsis* in the Russian flora // Second International Lichenological Symposium (IAL 2): Abstracts / Ed. I. Kärnefelt. Lund. P.20.
- Titov A.N. 1994. A new *Stenocybe* species from Central Asia // Acta Bot. Fenn. Vol.150. P.197–199.
- Titov A.N. 1998. New and rare calicioid lichens and fungi from relict tertiary forests of Caucasus and the Crimea // Folia Cryptog. Estonica. Vol.32. P.127–133.
- Titov A.N. 2000. Notes on calicioid lichens and fungi from the Gongga mountains (Sichuan, China) // Lichenologist. Vol.32, No.6. P.553–569.
- Titov A.N. 2001. Further notes on calicioid lichens and fungi from the Gongga mountains (Sichuan, China) // Lichenologist. Vol.33, No.4. P.303–314.
- Titov A.N., Kuznetsova E.S., Himelbrant D.E. 2004. Calicoid lichens and fungi from Kamchatka Peninsula, Russia // Symb. Bot. Upsal. Vol.34, No.1. P.455–464.
- Titov A.N., Lisická E. 2001. *Chaenotheca gracillima* — new species for the Central Europe // Biológia (Bratislava). Vol.56, No.4. P.361–362.
- Titov A.N., Tibell L. 1993. *Chaenothecopsis* in the Russian Far East // Nordic J. Bot. Vol.13. P.313–329.
- Titov A.N., Tibell L. 1999. *Chaenothecopsis tristis*, a rare resinicolous species of the *Mycocaliciaceae* // Mycotaxon. Vol.70. P.471–476.
- Tobolewski Z. 1966. Rodzina *Caliciaceae* (*Lichenes*) w Polsce // Prace Komis. Biol. Poznan. Tow. Prz. Nauk. Vol.24, No.5. P.1–106.
- Tønnessen T., Gauslaa Y., Haugan R., Holien H., Timdal E. 1996. The threatened macrolichens of Norway — 1995 // Sommerfeltia. No.23. 258 p.
- Trevisan V. 1862. Summa lichenum coniocarporum // Flora. Vol.45. P.3–7.
- Tschermak-Woess E. 1978. Über die Phycobionten der Sektion *Cystophora* von *Chaenotheca*, insbesondere *Dictyochochloropsis splendida* und *Trebouxia simplex*, spec. nova // Pl. Syst. Evol. Bd 129. S.185–208.
- Tuckerman E. 1859. Supplement to an enumeration of North American *Lichenes*, continued // Amer. J. Sci. Arts. Ser.2. Vol.28. P.200–268.
- Tuckerman E. 1867. Lichens of the Hawaiian Islands // Proc. Amer. Acad. Arts Sci. Vol.7. P.223–235.

- Tuckerman E. 1872. Genera Lichenum: An Arrangement of the North American Lichens. Amherst.
- Tuckerman E. 1883. New Western lichens // Bull. Torrey Bot. Club. Vol.10. P.21–23.
- Tuckerman E. 1888. A synopsis of the North American Lichens. Pt 2. New Bedford. 176 p.
- Tulasne M. 1852. Memoir pour servir a l'Histoire organographique et physiologique des Lichens. I // Ann. Sci. Nat. Bot. Vol.17. P.5–128.
- Turner D., Borrer W. 1839. Specimen of a Lichenographia Britannica, or Attempt at a History of the British Lichens. Yarmouth. 240 p.
- Vainio E. 1878. Lichenes in vicinis Viburgi observati // Meddel. Soc. Fauna Fl. Fenn. Vol.2. P.35–72.
- Vainio E. 1881. Adjumenta ad Lichenographiam Lapponiae atque Fenniae borealis // Meddel. Soc. Fauna Fl. Fenn. Vol.6. P.77–182.
- Vainio E. 1883. Adjumenta ad Lichenographiam Lapponiae atque Fenniae borealis // Meddel. Soc. Fauna Fl. Fenn. Vol.10. P.1–230.
- Vainio E. 1890. Étude sur la classification naturelle et la morphologie des Lichens du Brésil // Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. Vol.7, No.2. P.1–256.
- Vainio E. 1899. Lichenes in Caucaso et peninsula Taurica annis 1884–1885 ab H. Lojka et M. a Dechy collecti // Term. Füz. Vol.22. P.269–343.
- Vainio E. 1918. Lichenes ab A. Yasuda in Japonia collecti // Bot. Mag. Vol.32. P.1–10.
- Vainio E. 1926. Lichenes africana novi // Ann. Univ. Fenn. Åbo. Vol.2, No.3. P.1–33.
- Vainio E. 1927. Lichenographia fennica. III // Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. Vol.57, No.1. P.1–138.
- Vainio E. 1928. Enumeratio Lichenum in vicinis fluminis Konda (circ. 60° lat. bor.) in Siberia occidentali crescentium // Ann. Acad. Sci. Fenn. Vol.6b. P.65–122.
- Verseghy K. 1994. Magyarország zuzmóflórájának kézikönyve / Magyar Természettudományi Múzeum. Budapest. 415 p.
- Vězda A., Liška J. 1999. Katalog lišejníků České Republiky. Pruhonice. 283 p.
- Vitikainen O., Ahti T., Kuusinen M., Lommi S., Ulvinen T. 1997. Checklist of lichens and allied fungi of Finland // Norrlinia. Vol.6. P.1–123.
- Vobis G. 1977. Studies on the germination of lichen conidia // Lichenologist. Vol.9. P.131–136.
- Vobis G. 1980. Bau und Entwicklung der Flechten-Pycnidien und ihrer Conidien // Biblioth. Lichenol. Bd 14. S.1–141.
- Wallroth K.W. 1831. Flora cryptogamica Germaniae. T.1. Nurnbergae. 581 p.
- Wedin M. 1993. A phylogenetic analysis of the lichen family *Sphaerophoraceae* (*Caliciales*); a new generic classification and notes on character evolution // Pl. Syst. Evol. Vol.187. P.213–241.
- Wedin M., Baloch E., Grube M. 2002. Parsimony analyses of mtSSU and nITS rDNA sequences reveal the natural relationships of the lichen families *Physciaceae* and *Caliciaceae* // Taxon. Vol.51. P.655–660.
- Wedin M., Döring H., Ekman S. 2000. Molecular phylogeny of the lichen families *Cladoniaceae*, *Sphaerophoraceae*, and *Stereocaulaceae* (*Lecanorales*, *Ascomycotina*) // Lichenologist. Vol.32. P.171–187.
- Wedin M., Döring H., Nordin A., Tibell L. 2000. Small subunit rDNA phylogeny shows the lichen families *Caliciaceae* and *Physciaceae* (*Lecanorales*, *Ascomycotina*) to form a monophyletic group // Canad. J. Bot. Vol.78. P.246–254.
- Wedin M., Tehler A., Gargas A. 1998. The phylogenetic relationships of *Sphaerophoraceae* (*Ascomycetes*) inferred from SSU rDNA sequences // Pl. Syst. Evol. Vol.209. P.75–83.
- Wedin M., Tibell L. 1997. Phylogeny and evolution of *Caliciaceae*, *Mycocaliciaceae* and *Sphinctrinaceae* (*Ascomycetes*), with notes on the evolution of the prototunicate ascus // Canad. J. Bot. Vol.75. P.1236–1242.

- Wei Jiang-chun. 1991. An Enumeration of Lichens in China. Beijing. 278 p.
- Willey H. 1892. Enumeration of the lichens found in New Bedford, Massachusetts and its vicinity, from 1862 to 1892. New Bedford. 39 p.
- Wilson F.R.M. 1889. A description of forty-one Victorian lichens new to science // Victorian Naturalist. Vol.6. P.61–69.
- Wilson F.R.M. 1891. On lichens collected in the Colony of Victoria, Australia // J. Linn. Soc. London. Vol.28. P.353–374.
- Wirth V. 1995. Die Flechten Baden-Württembergs. Bd 1–2. Stuttgart. 1006 S.
- Yoshimura I. 1974. Lichen Flora of Japan in Colour. Osaka. 416 p.
- Zahlbruckner A. 1894. Schedae ad Kryptogamas exsiccatas // Ann. Naturhist. Hofmus. Wien. Vol.9. P.135.
- Zahlbruckner A. 1903. Lichenes. B. Spezieller Teil // Die natürlichen Pflanzenfamilien / Eds. A. Engler, K. Prantl. Leipzig. Bd 1. S.49–249.
- Zahlbruckner A. 1911. Schedae ad «Kryptogamas exsiccatas» // Ann. Naturhist. Hofmus. Wien. Bd 25, Hf 1–2. S.239.
- Zahlbruckner A. 1922. Catalogus lichenum universalis. T.1. Leipzig. 696 p.
- Zahlbruckner A. 1926a. Lichenes // Die natürlichen Pflanzenfamilien / Eds. A. Engler, K. Prantl. Leipzig. Bd 8. 270 S.
- Zahlbruckner A. 1926b. Afrikanische Flechten (Lichenes) // Engl. Bot. Jahrb. Bd 60. S.468–552.
- Zahlbruckner A. 1930. Lichenes // Symbolae Sinicae. Botanische Ergebnisse der Expedition der Akademie der Wissenschaften in Wien nach Südwest-China 1914/1918 / Ed. H. Handel-Mazzetti. Bd 1. Vienna. S.1–254.
- Zahlbruckner A. 1932. Catalogus lichenum universalis. T.8. Leipzig. 612 p.

Алфавитный указатель латинских названий таксонов порядка *Mycocaliciales*, упомянутых в главе 5

Таксоны помещены в указателе дважды: в алфавитном порядке названий родов и внутриродовых эпитетов. Курсивом выделены синонимы, виды с неясным систематическим положением и исключенные таксоны; полужирным шрифтом отмечены страницы с описанием таксона.

- aeruginosa* Goward, *Chaenothecopsis* 249
- Acolium montellium* Beltr. 228
- ahtii* Titov et Baibulat., *Stenocybe* 209
- ahtii* (Titov et Baibulat.) Titov, *Phaeocalicium* 111, 207, 208, **209**
- albipes* Vain., *Strongyleuma exsertum* ssp. 147
- alboatra* (Flörke ex Sommerf.) Nád., *Chaenothecopsis* 247
- alboatrum* Flörke ex Sommerf., *Calicium* 247
- albonigrum* Nyl., *Calicium* 197
- albonigrum* (Nyl.) Fink, *Mycocalicium* 115, 196, **197**, 203, 206
- albonigrum* (Nyl.) Tibell, *Mycocalicium* 197
- albonigrum* Trevis., *Phacotium* 197
- albopes* Goward, *Chaenothecopsis* 164
- americanum* R. Sant., *Calicium* 198
- americanum* (R. Sant.) Tibell, *Mycocalicium* 114, 196, **198**, 201, 205, 206
- amurensis* Titov, *Chaenothecopsis* 116, 121, 123, **124**, 125, 155, 170
- anglica* Nyl., *Sphinctrina* 109, 230, **231**
- anomalum* Tibell, *Mycocalicium* 116, 196, 197
- arthoniace* Tibell, *Chaenothecopsis* 118, 121
- asciiforme* Tibell, *Phaeocalicium* 110, 207, 208
- asikkalense* Vain., *Calicium* 163
- asperopoda* Titov, *Chaenothecopsis* 108, 121, 123, **125**, 126, 139, 171, 191
- australicum* Räs., *Mycocalicium* 198
- australis* Tibell, *Chaenothecopsis* 105, 116, 121, **126**, 127
- barchalovii* Oxn., *Chaenotheca* 172
- bartlettii* Tibell, *Stenocybe* 111, 237, 238
- bengaliense* Krempelh. ex Nyl., *Pyrgidium* 228, 229
- bcnmargana* Selva, *Sphinctrina* 109, 230, 231, **232**, 234, 235
- betulinum* (Nyl.) Zahlbr., *Calicium* 210
- betulinum* Nyl., *Calicium pallescens* forma 210
- betulinum* Zahlbr., *Calicium subtile* var. *pallescens* forma 210
- betulinum* (Nyl.) Tibell, *Phaeocalicium* 109, 207, **210**, 213, 216
- bitterfeldensis* Rikkinen et Poinar, *Chaenothecopsis* 249
- borcale* Tibell, *Phaeocalicium* 111, 207, 208, **211**, 218
- brevipes* Tibell, *Chaenothecopsis* 113, 121, 124, **127**, 128, 152, 172, 180
- botryocarpum* B. de Lesd., *Calicium pusillum* forma 164
- bryophila* Walt. Watson, *Stenocybe* 106, 237, **238**, 246
- byssacea* (Fr.) Koerb., *Stenocybe* 244
- byssaceum* Fr., *Calicium* 244
- caespitosa* (Phillips) D. Hawksw., *Chaenothecopsis* 106, 121, **128**
- caespitosa* Phillips, *Sphinctrina* 128
- caespitosum* (Phillips) Dennis, *Embolidium* 128
- caespitosum* (Phillips) A.L. Sm., *Xylobotrium* 128
- calicioides* (Nád.) Tibell, *Mycocalicium* 201
- calicioides* Nád., *Sphinctrinella* 195, 200
- Caliciella hospitans* (Th. Fr.) Magn. 147
- *parasitica* Räs. 175
- Calicium* subgen. *Stenocybe* Nyl. 237
- Calicium alboatrum* Flörke ex Sommerf. 247
- *albonigrum* Nyl. 197
- *americanum* R. Sant. 198
- *asikkalense* Vain. 163
- *betulinum* (Nyl.) Zahlbr. 210
- *byssaceum* Fr. 244
- forma *leucodes* Nyl. ex Norrl. 247
- *cinerascens* (Nyl. ex Norrl.) Zahlbr. 190
- *claviculare* * *pusillum* Ach. 163
- *consociatum* Nád. 130
- *culmugenum* de Not. et Bagl. 163
- *curtisii* Tuck. 214
- var. *splendidula* Merr. 214
- *debile* Turn. et Borr. ex Sm. 132
- *eusporum* Nyl. 241
- *exile* Anzi 247
- *floerkei* Zahlbr. 164
- var. *polycephalum* Szatala et Timko 167
- *fuscipes* Tuck. 199
- *gneissicum* Nyl. 247
- *gracile* (Nád.) Oxn. 172
- *hospitans* Th. Fr. 147
- *huculicum* Nád. 247, 248
- *italicum* (Sacc.) Gola, 164
- *jaczewskii* (Woron.) Oxn. 227
- *kilemoriensis* Larb. ex Leight. 233

— *koerberi* (Nádv.) Oxn. 160
 — *lenticulare* var. *debile* Nyl. 164
 — *ligniculum* Nádv. 167
 — *microcephalum* (Sm.) Ach. 231
 — *mildeanum* Hepp 248
 — *minimum* Bagl. 248
 — *minutellum* Ach. 202
 — *minutissimum* Merr. 219
 — *nigrum* var. *granulatum* Shacrer 248
 — *obscurum* Merr. 248
 — *ochroleucum* Kocrb. 159
 — *ornicolum* Steiner ex Zahlbr. 219
 — *pallescens* Nyl. 203
 — — var. *interruptum* Nyl. 217
 — — forma *betulinum* Nyl. 210
 — *pallidellum* Willey 234
 — *parasitaster* (Bagl. et Carestia) Zopf 162
 — *parietinum* Ach. 195, 202
 — — var. *cinerascens* Nyl. ex Norrl. 190
 — — forma *gracilescens* Arn. 248
 — — forma *musciola* Zwackh 202, 248
 — — forma *ramulosum* Arn. 248
 — — * *leucothallum* Ach. 202
 — *paroicum* Ach. sensu Nyl. 120
 — *pictavicum* J. Rich. 222
 — *plumbeatum* Norm. 132
 — *polyporaeum* Nyl. 221
 — *populneum* Brond. ex Duby 222
 — — forma *pinastri* Arn. 248
 — *praecedens* Nyl. 206, 224
 — — var. *compressulum* (Nyl. ex Szatala) Zahlbr. 213
 — *praestantius* Nyl. 249
 — *pullatum* Ach. 244
 — *pusillum* (Ach.) Flörke 163, 247
 — — var. *parasiraster* Bagl. et Carestia 161
 — — var. *subparietinum* Nyl. 192
 — — var. *subtile* Hepp 164
 — — forma *botryocarpum* B. de Lesd. 164
 — *pusiolum* Ach. 167
 — — forma *sessile* Arn. 249
 — *ravenellii* Tuck. 200
 — *retinens* Nyl. 171
 — *rubescens* (Vain.) Oxn. 172
 — *septatum* (Leight.) Leight. 246
 — *subparoicum* Nyl. 179
 — *subpusillum* Vain. 164
 — — var. *subpusiolum* Vain. ex Almq. 164
 — *subtile* Pers. 202
 — — var. *versicolor* Flotow 249
 — — var. *minutellum* (Ach.) Zahlbr. 202
 — — var. *pallescens* forma *betulinum* Zahlbr. 210
 — *subtile* sensu Fr. 164
 — *trajectum* Nyl. ex Salwey 246
 — *treichelianum* Stein 147
 — *tremulicolum* Rehm ex Rabenh. 226
 — *triste* Kocrb. 184
 — *turbinatum* Pers. 235

— *turbinatum* Pers. ex Fr. 229
 — *vainioanum* Nádv. 187
 — *victoriae* C. Knight ex F. Wilson 205
 — *viridialbum* Krempelh. 190
 — *viridireagens* Nádv. 192
 — *caucasica* Titov, Chaenothecopsis 116, 121, **129**, 130
 — *cercocarpicola* E.B. Peterson et Titov, Phaeocalicium 111, 207, 208, **212**
Chaenotheca barchalovii Oxn. 172
 — *praecedens* Lindau 224
 Chaenothecopsis Vain. **120**, 121, 248, 249
 — *aeruginosa* Goward 249
 — *alboatra* (Flörke ex Sommerf.) Nádv. 247
 — *albopes* Goward 164
 — *amurensis* Titov 116, 121, 123, **124**, 125, 155, 170
 — *arthoniace* Tibell 118, 121
 — *asperopoda* Titov 108, 121, 123, **125**, 126, 139, 171, 191
 — *australis* Tibell 105, 116, 121, **126**, 127
 — *bitterfeldensis* Rikkinen et Poinar 249
 — *brevipes* Tibell 113, 121, **127**, 128, 152, 172, 180
 — *caespitosa* (Phillips) D. Hawksw. 106, 121, **128**
 — *caucasica* Titov 116, 121, **129**, 130
 — *cinerca* Tibell 115, 121
 — *consociata* (Nádv.) A.F.W. Schmidt 117, 121, 123, **130**, 131, 193
 — *debilis* (Turn. et Borr. ex Sm.) Tibell 119, 121, 123, **132**, 133, 139, 147, 175, 183, 188, 250
 — *dolichocephala* Titov 108, 121, 123, **134**, 135, 153
 — *edbergii* Selva et Tibell 108, 121, **136**
 — *epithallina* Tibell 117, 121, 123, **136**, 137
 — *eugenia* Titov 108, 121, **136**, **138**, 139, 143
 — *exilis* Tibell 119, 121, **139**
 — *faginea* Nádv. 249
 — *fennica* (Laurila) Tibell 119, 121, 123, **140**
 — *formosa* Titov 117, 121, **141**
 — *golubkovae* Tibell et Titov 108, 121, 123, 135, 139, **142**, 143, 158, 179
 — *gracilis* Nádv. 172
 — *haematopus* Tibell 113, 121, 122, **143**, 147, 173, 190
 — *heterospora* Titov 114, 121, **144**
 — *himalayensis* (Räs.) Tibell et Titov 118, 121, **146**, 147
 — *hospitans* (Th. Fr.) Tibell 112, 121, 122, **147**, 148, 160, 173
 — *hypocenomyce* Goward 164
 — *hyrcana* Titov 117, 121, **149**
 — *irregularis* Titov 115, 121, **150**
 — *jaczewskii* (Woron.) Titov 227
 — *kalbii* Tibell et K. Ryman 113, 121, **151**
 — *koerberi* (Nádv.) Tibell 160
 — *lccanactidis* Tibell 118, 121
 — *leifiana* Titov, Kuznetsova et Himelbrant 118, 121, 123, **152**
 — *leprosa* Goward 159
 — *leprosula* Goward 159

— *lignicola* (Nádv.) A.F.W. Schmidt 167
 — *mediarossica* Titov et Gudovicheva 108, 121, 123, **153**
 — *montana* Rikkinen 107, 121, **154**
 — *montana* Rikkinen 107, 121, **154**
 — *montana* Rikkinen 107, 121, **154**
 — *nana* Tibell 117, 121, 122, 125, 127, 130, 150, **154**, 170
 — *nigra* Tibell 119, 121, 124, **156**, 157, 181
 — *nigripunctata* Rikkinen 107, 121, **157**
 — *nigropedata* Tibell 119, 121, 124, **158**
 — *nivea* (F. Wilson) Tibell 114, 121, 147, 173, 184, 195
 — *ochroleuca* (Kocrb.) Tibell et K. Ryman 112, 114, 121, 122, 148, **159**, 171, 173
 — *organa* Rikkinen 107, 121, **161**
 — *orientalis* Tibell **116**, 121
 — *parasitaster* (Bagl. et Carestia) D. Hawksw. 105, 119, 121, **161**
 — *pilosa* Tibell et Kalb 112, 121, **162**
 — *polyporae* Goward 250
 — *pusilla* (Ach.) A.F.W. Schmidt 119, 121, 124, 133, 137, 140, 156, 159, **163**, 164, 165, 168, 185, 247, 249, 251
 — *pusiola* (Ach.) Vain. 117, 121, 123, **167**, 168
 — *rappii* (Nádv.) Tibell et Titov 115, 121, **169**
 — *resinicola* Tibell et Titov 107, 121, 122, **170**, 171, 187
 — *retinens* (Nyl.) Tibell 113, 121, 128, 152, **171**, 172, 180
 — *rubescens* Vain. 114, 120, 121, 122, 145, **172**, 184, 195
 — *rubina* Tibell 117, 121, **174**
 — *rubescens* Goward 250
 — *sagenidii* Tibell 118, 121
 — *sanguinea* Tibell 118, 121, 133, **146**, 147, **174**, 175
 — *savonica* (Räs.) Tibell 116, 121, 123, 157, **175**, 176, 178, 182, 249, 250
 — *schefflerae* (Samuels et D.E. Buchanan) Tibell 107, 121
 — *sinensis* Titov 116, 121, **177**
 — *sitchensis* Rikkinen 108, 121, **178**, 179
 — *spherica* Goward 175
 — *subparoica* (Nyl.) Tibell 113, 121, 124, 148, 152, **179**, 180
 — *subpusilla* (Vain.) Tibell 164
 — *tasmanica* Tibell 119, 121, 157, **180**
 — *tibellii* Titov 116, 121, 157, 176, **181**, 249, 250
 — *transbaikalia* Titov 118, 121, 124, 133, **182**, 183
 — *trassii* Titov 114, 121, 147, 173, **183**, 184, 195
 — *treicheliana* (Stein) Kalb 147
 — *tristis* (Kocrb.) Titov 107, 121, 124, 129, **184**, 185
 — *tsugae* Rikkinen 107, 121, **185**
 — *ussuriensis* Titov 115, 121, 122, 171, **186**, 187
 — *vainioana* (Nádv.) Tibell 119, 121, 124, 133, **187**
 — *vinosa* Titov 113, 121, 144, 173, **189**, 190
 — *viridialba* (Krempelh.) A.F.W. Schmidt 113, 121, 122, 126, 173, **190**, 191

— *viridipusilla* Goward 164
 — *viridis* Goward 250, 251
 — *viridircagens* (Nádv.) A.F.W. Schmidt 121, 123, 131, 142, 147, 174, **192**
 — *wciana* Titov 113, 121, **194**, 195
 — *chaudharii* Tewari et Pant, Mycocalicium 107, 196
 — *cinerascens* (Nyl. ex Norrl.) Zahlbr., *Calicium* 190
 — *cinerascens* Nyl. ex Norrl., *Calicium parietinum* var. 190
 — *cinerascens* (Nyl.) Vain., *Mycocalicium* 190
 — *cinerea* Tibell, Chaenothecopsis 115, 121
 — *clavata* Tibell, Stenocybe 110, 237, 238, **239**
 — *compressula* Nyl. ex Vain., *Mycocalicium praecedens* var. 213
 — *compressulum* (Nyl. ex Szatala) Zahlbr., *Calicium praecedens* var. 213
 — *compressulum* Nyl. ex Szatala, *Mycocalicium* 213
 — *compressulum* (Nyl. ex Szatala) A.F.W. Schmidt, *Phaeocalicium* 110, 207, **212**, 213, 216, 225
 — *Coniocybe nigricans* Fr. 167
 — *consociata* (Nádv.) A.F.W. Schmidt, Chaenothecopsis 117, 121, 123, **130**, 131, 193
 — *consociatum* Nádv., *Calicium* 130
 — *culmigenum* de Not. et Bagl., *Calicium* 163
 — *curtisii* Tuck., *Calicium* 214
 — *curtisii* (Tuck.) A. Schneid., *Mycocalicium* 214
 — *curtisii* (Tuck.) Tibell, Phaeocalicium 112, 207, 209, **214**
 — *Cyphelium parietinum* forma *major* Bagl. et Carestia 203
 — — forma *minor* Bagl. et Carestia 203
 — *debile* Turn. et Borr. ex Sm., *Calicium* 132
 — *debile* Nyl., *Calicium lenticulare* var. 164
 — *debilis* (Turn. et Borr. ex Sm.) Tibell, Chaenothecopsis 119, 121, 123, **132**, 133, 139, 147, 175, 183, 188, 250
 — *dolichocephala* Titov, Chaenothecopsis 108, 121, 123, **134**, 135, 153
 — *edbergii* Selva et Tibell, Chaenothecopsis 108, 121, **136**
 — *elevatum* Vain., *Embolidium* 164
 — *Embolidium caespitosum* (Phillips) Dennis 128
 — *elevatum* Vain. 164
 — *fennica* Laurila 140
 — *inaequatum* Vain. 132
 — *italicum* Sacc. 164
 — — var. *ramulosa* Räs. 164
 — — var. *valida* Räs. 164
 — *polyporaeum* (Nyl.) Nádv. 221
 — *populneum* (Brond. ex Duby) Vain. 222
 — *violaceum* Räs. 132
 — *epithallina* Tibell, Chaenothecopsis 117, 121, 123, **136**, 137
 — *eugenia* Titov, Chaenothecopsis 108, 121, 136, **138**, 139, 143

euspora (Nyl.) Anzi, *Stenocybe* 241
eusporum Nyl., *Calicium* 241
exile Anzi, *Calicium* 247
exilis Tibell, *Chaenothecopsis* 119, 121, **139**
faginea Nád., *Chaenothecopsis* 249, 250
fennica (Laurila) Tibell, *Chaenothecopsis* 119, 121, 123, **140**
fennica Laurila, *Embolidium* 140
flabelliforme Tibell, *Phacocalicium* 110, 207, 208, 211, **215**
flexuosa Selva et Tibell, *Stenocybe* 110, 237, 238, 239, **240**, 242
floerkei Zahlbr., *Calicium* 164
formosa Titov, *Chaenothecopsis* 117, 121, **141**
fragmenta E.B. Peterson et Rikkinen, *Stenocybe* 111, 237, 238, **240**, 241
fuegensis Tibell, *Phacocalicium* 110, 207, 208
fulvofuscum (F. Wilson ex Bailey) Tibell, *Mycocalicium* 113
fuscipes Tuck., *Calicium* 199
fuscipes (Tuck.) Fink, *Mycocalicium* 115, 196, 197, **199**
gelasinata (With.) Zahlbr., *Sphinctrina* 235
gelasinatus With., *Lichen* 235
gneissicum Nyl., *Calicium* 247
golubkovae Tibell et Titov, *Chaenothecopsis* 108, 121, 123, 135, 139, **142**, 143, 158, 179
gomphilloides Nyl., *Sphinctrina* 230, 251
gracile (Nád.) Oxn., *Calicium* 172
gracile Titov, *Phacocalicium* 112, 207, 209, 216
gracilescens Arn., *Calicium parietinum* forma 248
gracilis Nád., *Chaenothecopsis* 172
granulatum Schaerer, *Calicium nigrum* var. 248
haematopus Tibell, *Chaenothecopsis* 113, 121, 122, **143**, 147, 173, 190
hemileucum Vain., *Strongyleuma exsertum* ssp. 147
heterospora Titov, *Chaenothecopsis* 114, 121, **144**
himalayense Räs., *Mycocalicium* 146
himalayensis (Räs.) Tibell et Titov, *Chaenothecopsis* 118, 121, **146**, 147
hospitans (Th. Fr.) Magn., *Caliciella* 147
hospitans Th. Fr., *Calicium* 147
hospitans (Th. Fr.) Tibell, *Chaenothecopsis* 112, 121, 122, 147, 148, 160, 173
hospitans (Th. Fr.) Keissler, *Karschia* 147
huculicum Nád., *Calicium* 247, 248
hypocenomyce Goward, *Chaenothecopsis* 164
hyrcana Titov, *Chaenothecopsis* 117, 121, **149**
inaequatum Vain., *Embolidium* 132
interruptum Nyl., *Calicium pallescens* var. 217
interruptum (Nyl.) Tibell, *Phacocalicium* 110, 111, 207, 208, **217**, 220
irregularis Titov, *Chaenothecopsis* 115, 121, **150**

italicum (Sacc.) Gola, *Calicium* 164
italicum Sacc., *Embolidium* 164
jaczevskii (Woron.) Oxn., *Calicium* 227
jaczevskii (Woron.) Titov, *Chaenothecopsis* 227
jaczevskii Woron., *Protocalicium* 106, **226**
kalbii Tibell et K. Ryman, *Chaenothecopsis* 113, 121, **151**
Karschia hospitans (Th. Fr.) Keissler 147
kilemoriensis Larb. ex Leight., *Calicium* 233
koerberi (Nád.) Oxn., *Calicium* 160
koerberi (Nád.) Tibell, *Chaenothecopsis* 160
koerberi Nád., *Strongyleuma* 160
lecanactidis Tibell, *Chaenothecopsis* 118, 121
leifiana Titov, Kuznetsova et Himelbrant, *Chaenothecopsis* 118, 121, 123, **152**
leprosa Goward, *Chaenothecopsis* 159
leprosula Goward, *Chaenothecopsis* 159
leptoconica Nyl., *Trachilia* 229
leptoconicum (Nyl.) Nád., *Pyrgidium* 229
leucodes Nyl., *Calicium hyssaceum* forma 247
leucopoda Nyl., *Sphinctrina* 109, 230, 231, **233**
leucothallum Ach., *Calicium parietinum* * 202
Lichen gelasinatus With. 235
— microcephalus Sm. 229, 231
lignicola (Nád.) A.F.W. Schmidt, *Chaenothecopsis* 167
lignicolum Nád., *Calicium* 167
limonae Hladun et Muniz, *Mycocalicium* 116, 196, 197, **200**
macrospora Räs., *Mycocalicium pusiolum* var. 217
major Nyl. ex Kocrb., *Stenocybe* 111, 237, 238, 239, 240, **241**
major Bagl. et Carestia, *Cyphelium parietinum* forma 203
majus Szatala, *Mycocalicium subtile* forma 251
matthewsonianum Selva et Tibell, *Phacocalicium* 110, 207, **218**
mediarossica Titov et Gudovicheva, *Chaenothecopsis* 108, 121, 123, **153**
microcephala (Sm.) Nyl., *Sphinctrina* 231
microcephalum (Sm.) Ach., *Calicium* 231
microcephalus Sm., *Lichen* 229, 231
microsporica Anzi, *Sphinctrina* 231
mildeana (Hepp) Jatta, *Stenocybe* 248
mildeanum Hepp, *Calicium* 248
mildeanum (Jatta) Nád., *Mycocalicium* 248
minimum Bagl., *Calicium* 248
minor Bagl. et Carestia, *Cyphelium parietinum* forma 203
minor Szatala, *Mycocalicium subtile* forma 203
minutellum Ach., *Calicium* 202
minutellum (Ach.) Zahlbr., *Calicium subtile* var. 202
minutissima Zahlbr., *Stenocybe* 219

minutissimum Merr., *Calicium* 219
minutissimum (Merr.) Selva, *Phacocalicium* 112, 207, 208, **219**
montana Rikkinen, *Chaenothecopsis* 107, 121, **154**
montana Titov, *Stenocybe* 110, 237, 238, **243**
montellicum Beltr., *Acolium* 228
montellicum (Beltr.) Tibell, *Pyrgidium* 108, 174, **228**
musciola Zwackh, *Calicium parietinum* forma 202, 248
mycenze Goward, *Chaenothecopsis* 156
Mycocaliciaceae 163
Mycocaliciales 105, 120
Mycocalicium Vain. ex Reinke **195**
— albonigrum (Nyl.) Fink 115, 196, **197**, 203, 206
— albonigrum (Nyl.) Tibell 197, 251
— americanum (R. Sant.) Tibell 114, 196, **198**, 201, 205, 206
— anomalum Tibell 116, 196, 197
— australicum Räs. 198
— calicioides (Nád.) Tibell 201
— chaudharii Tewari et Pant 107, 196
— cinerascens (Nyl.) Vain. 190
— compressulum Nyl. ex Szatala 213
— curtisii (Tuck.) A. Schneid. 214
— fulvofuscum (F. Wilson ex Bailey) Tibell 113, 196
— fuscipes (Tuck.) Fink 115, 196, 197, **199**
— himalayense Räs. 146
— limonae Hladun et Muniz 116, 196, 197, **200**
— mildeanum (Jatta) Nád. 248
— norvegicum Vain. 164
— ornicolum (Steiner ex Zahlbr.) Nád. 220
— pallescens (Nyl.) Vain. 203
— polyporaeum (Nyl.) Vain. 221
— praecedens (Nyl.) Szatala 224
— praecedens (Nyl.) Vain. 224
— — var. compressula Nyl. ex Vain. 213
— pusillum (Ach.) Räs. 163
— pusiolum (Ach.) Räs. 167
— — var. macrospora Räs. 217
— rapax Tibell 114, 196
— rappii Nád. 169
— ravenellii (Tuck.) Fink 114, 196, 199, **200**, 201, 205, 206
— reticulatum Nád. 251
— savonicum Räs. 175
— scquoiae Bonar 107, 129, 196, **201**
— subtile (Pers.) Szatala 115, 116, 140, 155, 196, 197, 198, **202**, 206, 247, 248, 250, 251
— — forma majus Szatala 251
— — forma minor Szatala 203
— victoriae (C. Knight ex F. Wilson) Nád. 114, 196, 197, 199, 201, **205**, 251
— victoriae (C. Knight ex F. Wilson) Tibell 205
— viscinicola Funk et Kuijt 107, 197
nana Tibell, *Chaenothecopsis* 117, 121, 122, 125, 127, 130, 150, **154**, 170

nigra Tibell, *Chaenothecopsis* 119, 121, 124, **156**, 157, 181
nigricans Fr., *Coniocybe* 167
nigripunctata Rikkinen, *Chaenothecopsis* 107, 121, **157**
nigropedata Tibell, *Chaenothecopsis* 119, 121, 124, **158**
nitidula Striton, *Sphinctrina* 229
nivca (F. Wilson) Tibell, *Chaenothecopsis* 114, 121, 147, 173, 184, 195
norvegicum Vain., *Mycocalicium* 164
obscurum Merr., *Calicium* 248
ochroleucum Kocrb., *Calicium* 159
ochroleuca (Kocrb.) Tibell et K. Ryman, *Chaenothecopsis* 112, 114, 121, 122, 148, **159**, 171, 173
oregana Rikkinen, *Chaenothecopsis* 107, 121, **161**
orientalis Tibell, *Chaenothecopsis* **116**, 121
ornicolum Steiner ex Zahlbr., *Calicium* 219
ornicolum (Steiner ex Zahlbr.) Nád., *Mycocalicium* 220
ornicolum (Steiner ex Zahlbr.) Titov, *Phacocalicium* 110, 207, **219**
pallescens Nyl., *Calicium* 203
pallescens (Nyl.) Vain., *Mycocalicium* 203
pallidella (Willey) Selva, *Sphinctrina* 109, 230, 231, 233, **234**, 235
pallidellum Willey, *Calicium* 234
parasitica Räs., *Caliciella* 175
parasitaster (Bagl. et Carestia) Zopf, *Calicium* 162
parasitaster Bagl. et Carestia, *Calicium pusillum* var. 161
parasitaster (Bagl. et Carestia) D. Hawksw., *Chaenothecopsis* 105, 119, 121, **161**
parietinum Ach., *Calicium* 195, 202
paroicum Ach. sensu Nyl., *Calicium* 120
paroicum (Nyl.) Vain., *Strongyleuma* 120
pedata Stenh., *Sphinctrina turbinata* * 233
Phacotiella Vain. 229
Phacotium albonigrum Trevis. 197
— populneum Trevis. 222
Phacocalicium A.F.W. Schmidt **206**, 248, 249
— ahtii (Titov et Baibulat.) Titov 111, 207, 208, **209**
— asciiforme Tibell 110, 207, 208
— betulinum (Nyl.) Tibell 109, 207, **210**, 213, 216
— boreale Tibell 111, 207, 208, **211**, 218
— cercocarpicola E.B. Peterson et Titov 111, 207, 208, **212**
— compressulum (Nyl. ex Szatala) A.F.W. Schmidt 110, 207, **212**, 213, 216, 225
— curtisii (Tuck.) Tibell 112, 207, 209, **214**
— flabelliforme Tibell 110, 207, 208, 211, **215**
— fuegensis Tibell 110, 207, 208
— gracile Titov 112, 207, 209, **216**
— interruptum (Nyl.) Tibell 110, 111, 207, 208, **217**, 220
— matthewsonianum Selva et Tibell 110, 207, 208, **218**
— minutissimum (Merr.) Selva 112, 207, 208, **219**

- *orniculum* (Steiner ex Zahlbr.) Titov 110, 207, 219, 248
 — *pinaceum* Titov 111, 207, 208, 220
 — *polyporaceum* (Nyl.) Tibell 106, 207, 221, 248
 — *populneum* (Brond. ex Duby) A.F.W. Schmidt 112, 207, 209, 215, 222, 226, 247
 — *praecedens* (Nyl.) A.W.F. Schmidt 110, 206, 207, 224, 251
 — *tibellii* Kalb 251
 — *tibeticum* Titov 112, 207, 208, 217, 225, 225, 226
 — *tremulicola* (Norrl. ex Nyl.) Tibell 112, 207, 208, 219, 226, 251
pictavicum J. Rich., *Calicium* 222
pilosa Tibell et Kalb, *Chaenothecopsis* 112, 121, 162
pinaceum Titov, *Phaeocalicium* 111, 207, 208, 220
pinastri Arn., *Calicium populneum* forma 248
pinicola Kocrb., *Sphinctrina* 231
plumbeum Norm., *Calicium* 132
polycephalum Szatala et Timko, *Calicium floerkei* var. 167
polyporae Goward, *Chaenothecopsis* 250
polyporaceum Nyl., *Calicium* 221
polyporaceum (Nyl.) Nád., *Embolidium* 221
polyporaceum (Nyl.) Vain., *Mycocalicium* 221
polyporaceum (Nyl.) Tibell, *Phaeocalicium* 106, 207, 221, 248
populneum Brond. ex Duby, *Calicium* 222
populneum (Brond. ex Duby) Vain., *Embolidium* 222
populneum Trevis., *Phacotium* 222
populneum (Brond. ex Duby) A.F.W. Schmidt, *Phaeocalicium* 112, 207, 209, 215, 222, 226, 247
porrectula Nyl., *Sphinctrina* 109, 230, 231, 234
praecedens Nyl., *Calicium* 206, 224
praecedens Lindau, *Chaenotheca* 224
praecedens (Nyl.) Szatala, *Mycocalicium* 224
praecedens (Nyl.) Vain., *Mycocalicium* 224
praecedens (Nyl.) A.F.W. Schmidt, *Phaeocalicium* 110, 206, 207, 224, 251
praestantius Nyl., *Calicium* 249
Protocalicium Woron. 227
 — *jaczewskii* Woron. 106, 227
pullatula (Ach.) Stein., *Stenocybe* 111, 237, 238, 243
pullatulum Ach., *Calicium* 244
pusilla (Ach.) A.F.W. Schmidt, *Chaenothecopsis* 119, 121, 124, 133, 137, 140, 156, 159, 163, 164, 165, 168, 185, 247, 251
pusillum (Ach.) Flörke, *Calicium* 163, 247
pusillum Ach., *Calicium claviculare* * 163
pusillum (Ach.) Räs., *Mycocalicium* 163
pusiola (Ach.) Vain., *Chaenothecopsis* 117, 121, 123, 167, 168
pusiolum Ach., *Calicium* 167
pusiolum (Ach.) Räs., *Mycocalicium* 167
Pyrgidium Nyl. 228
 — *bengaliense* Krempel. ex Nyl. 228, 229
 — *leptoconicum* (Nyl.) Nád. 229
 — *montellicum* (Beltr.) Tibell 108, 174, 228
ramulosa Räs., *Embolidium italicum* var. 164
ramulosum Arn., *Calicium parietinum* forma 248
rapax Tibell, *Mycocalicium* 114, 196
rappii (Nád.) Tibell et Titov, *Chaenothecopsis* 115, 121, 169
rappii Nád., *Mycocalicium* 169
ravenellii Tuck., *Calicium* 200
ravenellii (Tuck.) Fink, *Mycocalicium* 114, 196, 199, 200, 201, 205, 206
resinicola Tibell et Titov, *Chaenothecopsis* 107, 121, 122, 170, 171, 187
reticulatum Nád., *Mycocalicium* 251
retinens Nyl., *Calicium* 171
retinens (Nyl.) Tibell, *Chaenothecopsis* 113, 121, 128, 152, 171, 172, 180
rubescens (Vain.) Oxn., *Calicium* 172
rubescens Vain., *Chaenothecopsis* 114, 120, 121, 122, 145, 172, 184, 195
rubina Tibell, *Chaenothecopsis* 117, 121, 174
rufescens Goward, *Chaenothecopsis* 250
sagenidii Tibell, *Chaenothecopsis* 118, 121
sanguinea Tibell, *Chaenothecopsis* 118, 121, 133, 146, 147, 174, 175
saviensis Räs., *Strongylospis* 175
savonica (Räs.) Tibell, *Chaenothecopsis* 116, 121, 123, 157, 175, 176, 178, 182, 250
savonica Räs., *Mycocalicium* 175
schefflerae (Samuels et D.E. Buchanan) Tibell, *Chaenothecopsis* 107, 121
septata Leight., *Sphinctrina* 246
septata (Leight.) Massal., *Stenocybe* 111, 237, 238, 239, 243, 246
septatum (Leight.) Leight., *Calicium* 246
sequoiac Bonar, *Mycocalicium* 107, 129, 196, 201
sessile Arn., *Calicium pusillum* forma 249
sinensis Titov, *Chaenothecopsis* 116, 121, 177
sitchensis Rikkinen, *Chaenothecopsis* 108, 121, 178, 179
spherica Goward, *Chaenothecopsis* 175
Sphinctrina Fr. 229, 251
 — *anglica* Nyl. 109, 231
 — *benmargana* Selva 109, 230, 231, 232, 233, 234, 235
 — *caespitosa* Phillips 128
 — *gelatinata* (With.) Zahlbr. 235
 — *gomphilloides* Nyl. 230, 251
 — *leucopoda* Nyl. 109, 230, 231, 233
 — *microcephala* (Sm.) Nyl. 231
 — *microsporica* Anzi 231
 — *nitidula* Stirton 229
 — *pallidella* (Willey) Selva 109, 230, 231, 233, 234, 235
 — *pinicola* Kocrb. 231
 — *porrectula* Nyl. 109, 230, 231, 233, 234

- *septata* Leight. 246
 — *tubaciformis* Massal. 109, 230, 231, 235
 — *turbinata* (Pers. ex Fr.) de Not. 109, 230, 231, 233, 235
 — *turbinata* * *pedata* Stenh. 233
Sphinctrinella Nád. 195
 — *calicioides* Nád. 195, 200
splendidula Merr., *Calicium curtisii* var. 214
Stenocybe Nyl. ex Kocrb. 237
 — *ahitii* Titov et Baibulat. 209
 — *bartlettii* Tibell 111, 237, 238
 — *bryophila* Walt. Watson 106, 237, 238, 246
 — *byssacea* (Fr.) Kocrb. 244
 — — *forma tremulicola* Steiner ex Beck et Zahlbr. 226
 — *clavata* Tibell 110, 237, 238, 239
 — *euspora* (Nyl.) Anzi 241
 — *flexuosa* Selva et Tibell 110, 237, 238, 239, 240, 242
 — *fragmenta* E.B. Peterson et Rikkinen 111, 237, 238, 240, 241
 — *major* Nyl. ex Kocrb. 111, 237, 238, 239, 240, 241
 — *mildeana* (Hepp) Jatta 248
 — *minutissima* Zahlbr. 219
 — *montana* Titov 110, 237, 238, 243
 — *pullatula* (Ach.) Stein 111, 237, 238, 243
 — — *forma tremulicola* Zahlbr. 226
 — *septata* (Leight.) Massal. 111, 237, 238, 239, 243, 246
 — *trajecta* (Nyl.) Nyl. ex Crombie 246
 — *tremulicola* Norrl. ex Nyl. 226
Stenocybe Nyl., *Calicium* subgen. 237
Strongyleuma Vain. 120
 — *exsertum* (Nyl.) Vain. ssp. *albipes* Vain. 147
 — — ssp. *hemileucum* Vain. 147
 — *koerberi* Nád. 160
 — *parvicum* (Nyl.) Vain. 120
Strongylospis saviensis Räs. 175
subparietinum Nyl., *Calicium pusillum* var. 192
subparvoica (Nyl.) Tibell, *Chaenothecopsis* 113, 121, 124, 148, 152, 179, 180
subparvoicum Nyl., *Calicium* 179
subpusilla (Vain.) Tibell, *Chaenothecopsis* 164
subpusillum Vain., *Calicium* 164
subpusiolum Vain. ex Alm., *Calicium subpusillum* var. 164
subtile Pers., *Calicium* 202
subtile sensu Fr., *Calicium* 164
subtile Hepp, *Calicium pusillum* var. 164
subtile (Pers.) Szatala, *Mycocalicium* 115, 116, 140, 155, 196, 197, 198, 202, 206, 247, 248, 250
tasmanica Tibell, *Chaenothecopsis* 119, 121, 157, 180
tibellii Titov, *Chaenothecopsis* 116, 121, 157, 176, 181, 250
tibellii Kalb, *Phaeocalicium* 251
tibeticum Titov, *Phaeocalicium* 112, 207, 208, 217, 226
Trachilia leptoconica Nyl. 229
trajecta (Nyl.) Nyl. ex Crombie, *Stenocybe* 246
trajectum Nyl. ex Salwey, *Calicium* 246
transbaikica Titov, *Chaenothecopsis* 118, 121, 124, 133, 182, 183
trassii Titov, *Chaenothecopsis* 114, 121, 147, 173, 183, 184, 195
treichelianum Stein, *Calicium* 147
tremulicola (Norrl. ex Nyl.) Tibell, *Phaeocalicium* 112, 207, 208, 219, 226, 251
tremulicola Norrl. ex Nyl., *Stenocybe* 226
tremulicola Steiner ex Beck et Zahlbr., *Stenocybe byssacea* forma 226
tremulicola Zahlbr., *Stenocybe pullatula* forma 226
tremulicolum Rehm ex Rabenh., *Calicium* 226
triste Kocrb., *Calicium* 184
tristis (Kocrb.) Titov, *Chaenothecopsis* 107, 121, 124, 129, 184, 185
tsugae Rikkinen, *Chaenothecopsis* 107, 121, 185
tubaciformis Massal., *Sphinctrina* 109, 230, 231, 235
turbinata (Pers. ex Fr.) de Not., *Sphinctrina* 109, 230, 231, 233, 235
turbinatum Pers. ex Fr., *Calicium* 229, 235
ussuriensis Titov, *Chaenothecopsis* 115, 121, 122, 171, 186, 187
valida Räs., *Embolidium italicum* var. 164
vainioana (Nád.) Tibell, *Chaenothecopsis* 119, 121, 124, 133, 187
vainioanum Nád., *Calicium* 187
versicolor Flotow, *Calicium subtile* var. 249
victoriae C. Knight ex F. Wilson, *Calicium* 205
victoriae (C. Knight ex F. Wilson) Nád., *Mycocalicium* 114, 196, 197, 199, 201, 205
victoriae (C. Knight ex F. Wilson) Tibell, *Mycocalicium* 205
violaceum Räs., *Embolidium* 132
vinosa Titov, *Chaenothecopsis* 113, 121, 144, 173, 189, 190
viridialba (Krempel.) A.F.W. Schmidt, *Chaenothecopsis* 113, 121, 122, 126, 173, 190, 191
viridialbum Krempel., *Calicium* 190
viridipusilla Goward, *Chaenothecopsis* 164
viridiregens Nád., *Calicium* 192
viridiregens (Nád.) A.F.W. Schmidt, *Chaenothecopsis* 117, 121, 123, 131, 142, 147, 174, 192
viridis Goward, *Chaenothecopsis* 250, 251
viscinicola Funk et Kuijt, *Mycocalicium* 107, 197
weiana Titov, *Chaenothecopsis* 113, 121, 194, 195
Xylobotrium caespitosum (Phillips) A.L. Sm. 128

ПРИЛОЖЕНИЕ

1. Ассоциации микокалициевых грибов
с зелеными водорослями

№	Вид	Фотобионт			
		Chlorococcales	Stichococcus	Trentepohlia	Отсутствует
1	<i>Chaenothecopsis amurensis</i>			+	
2	<i>C. arthoniae</i>			+	
3	<i>C. asperopoda</i>				+
4	<i>C. australis</i>			+	
5	<i>C. brevipes</i>			+	
6	<i>C. caespitosa</i>				+
7	<i>C. caucasica</i>				+
8	<i>C. cinerea</i>			+	
9	<i>C. consociata</i>	+			
10	<i>C. debilis</i>				+
11	<i>C. dolichocephala</i>				+
12	<i>C. edbergii</i>				+
13	<i>C. epithallina</i>		+		
14	<i>C. eugenia</i>				+
15	<i>C. exilis</i>				+
16	<i>C. fennica</i>				+
17	<i>C. formosa</i>	+			
18	<i>C. golubkovae</i>				+
19	<i>C. haematopus</i>				+
20	<i>C. heterospora</i>			+	
21	<i>C. himalayensis</i>			+	
22	<i>C. hospitans</i>	+		+	
23	<i>C. hyrcana</i>				+
24	<i>C. irregularis</i>	+			+
25	<i>C. kalbii</i>	+			
26	<i>C. lecanactidis</i>			+	
27	<i>C. leifiana</i>			+	
28	<i>C. mediarossica</i>				+

Продолжение табл.

№	Вид	Фотобионт			
		Chlorococcales	Stichococcus	Trentepohlia	Отсутствует
29	<i>C. montana</i>				+
30	<i>C. nana</i>				+
31	<i>C. nigra</i>	+	+	+	
32	<i>C. nigripunctata</i>				+
33	<i>C. nigropedata</i>	+			+
34	<i>C. nivea</i>				+
35	<i>C. ochroleuca</i>			+	
36	<i>C. oregana</i>				+
37	<i>C. orientalis</i>		+		
38	<i>C. pilosa</i>			+	
39	<i>C. pusilla</i>	+	+	+	+
40	<i>C. pusiola</i>		+		
41	<i>C. rappii</i>				+
42	<i>C. resinicola</i>				+
43	<i>C. retinens</i>			+	
44	<i>C. rubescens</i>			+	
45	<i>C. rubina</i>			+	
46	<i>C. sagenidii</i>			+	
47	<i>C. sanguinea</i>			+	
48	<i>C. savonica</i>	+	+	+	
49	<i>C. schefflerae</i>				+
50	<i>C. sinensis</i>	+			
51	<i>C. sitchensis</i>				+
52	<i>C. subparvica</i>			+	
53	<i>C. tasmanica</i>	+	+	+	
54	<i>C. tibellii</i>	+			
55	<i>C. transbaikalia</i>			+	+
56	<i>C. trassii</i>			+	
57	<i>C. tristis</i>				+
58	<i>C. tsugae</i>				+
59	<i>C. ussuriensis</i>				+
60	<i>C. vainioana</i>			+	
61	<i>C. vinosa</i>	+			
62	<i>C. viridialba</i>	+			+
63	<i>C. viridireagens</i>		+		
64	<i>C. weiana</i>			+	
65	<i>Mycocalicium albonigrum</i>				+
66	<i>M. anomalum</i>				+
67	<i>M. americanum</i>				+

Продолжение табл.

№	Вид	Фотобионт			
		Chlorococcales	Stichococcus	Trentepohlia	Отсутствует
68	<i>M. chaudharii</i>				+
69	<i>M. fulvofuscum</i>				+
70	<i>M. fuscipes</i>				+
71	<i>M. llimonae</i>				+
72	<i>M. rapax</i>	+			+
73	<i>M. ravenellii</i>				+
74	<i>M. sequoiae</i>				+
75	<i>M. subtile</i>				+
76	<i>M. victoriae</i>				+
77	<i>M. viscinicola</i>				+
78	<i>Phaeocalicium ahtii</i>				+
79	<i>P. asciiforme</i>				+
80	<i>P. betulinum</i>				+
81	<i>P. boreale</i>				+
82	<i>P. cercocarpicola</i>				+
83	<i>P. compressulum</i>				+
84	<i>P. curtisii</i>				+
85	<i>P. flabelliforme</i>				+
86	<i>P. fuegensis</i>				+
87	<i>P. gracile</i>				+
88	<i>P. interruptum</i>				+
89	<i>P. matthewsianum</i>				+
90	<i>P. minutissimum</i>				+
91	<i>P. ornicolum</i>				+
92	<i>P. pinaceum</i>				+
93	<i>P. polyporaeum</i>				+
94	<i>P. populneum</i>				+
95	<i>P. praecedens</i>				+
96	<i>P. tibeticum</i>				+
97	<i>P. tremulicola</i>				+
98	<i>Protocalicium jaczevskii</i>				+
99	<i>Pyrgidium montelicum</i>			+	
100	<i>Sphinctrina anglica</i>	+			+
101	<i>S. benmargana</i>	+			+
102	<i>S. leucopoda</i>	+			+
103	<i>S. pallidella</i>	+			+
104	<i>S. porrectula</i>				+
105	<i>S. tubaeformis</i>	+			+
106	<i>S. turbinata</i>	+			+

Окончание табл.

№	Вид	Фотобионт			
		Chlorococcales	Stichococcus	Trentepohlia	Отсутствует
107	<i>Stenocybe bartlettii</i>				+
108	<i>S. bryophila</i>				+
109	<i>S. clavata</i>				+
110	<i>S. flexuosa</i>				+
111	<i>S. fragmenta</i>				+
112	<i>S. major</i>				+
113	<i>S. montana</i>				+
114	<i>S. pullatula</i>				+
115	<i>S. septata</i>				+
Общее число видов		21	8	27	80

2. Эколого-субстратная характеристика микокалицевых грибов

№	Вид	Субстрат												
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1	<i>Chaenothecopsis amurens</i>		+		+									
2	<i>C. arthoniae</i>				+					+				
3	<i>C. asperopoda</i>							+						
4	<i>C. australis</i>									+				
5	<i>C. brevipes</i>									+				
6	<i>C. caespitosa</i>											+		
7	<i>C. caucasica</i>		+											
8	<i>C. cinerea</i>									+				
9	<i>C. consociata</i>									+				
10	<i>C. debilis</i>		+			+	+							
11	<i>C. dolichocephala</i>							+						
12	<i>C. edbergii</i>							+						
13	<i>C. epithallina</i>									+				
14	<i>C. eugenia</i>							+						
15	<i>C. exilis</i>					+								
16	<i>C. fennica</i>					+								
17	<i>C. formosa</i>									+				
18	<i>C. golubkovae</i>							+						
19	<i>C. haematopus</i>					+	+							
20	<i>C. heterospora</i>	+												
21	<i>C. himalayensis</i>		+		+									
22	<i>C. hospitans</i>									+				
23	<i>C. hyrcana</i>		+											
24	<i>C. irregularis</i>	+				+								
25	<i>C. kalbii</i>									+				
26	<i>C. lecanactidis</i>									+				
27	<i>C. leifiana</i>									+				
28	<i>C. mediarossica</i>							+						
29	<i>C. montana</i>							+						
30	<i>C. nana</i>	+	+			+	+							
31	<i>C. nigra</i>					+	+				+			
32	<i>C. nigripunctata</i>							+						
33	<i>C. nigropedata</i>					+	+							
34	<i>C. nivea</i>		+				+							
35	<i>C. ochroleuca</i>				+					+				
36	<i>C. oregana</i>							+						

Продолжение табл.

№	Вид	Субстрат												
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
37	<i>C. orientalis</i>					+	+				+			
38	<i>C. pilosa</i>									+				
39	<i>C. pusilla</i>	+	+			+	+				+			
40	<i>C. pusiola</i>					+					+			
41	<i>C. rappii</i>		+											
42	<i>C. resinicola</i>							+						
43	<i>C. retinens</i>									+				
44	<i>C. rubescens</i>	+	+											
45	<i>C. rubina</i>									+				
46	<i>C. sagenidii</i>									+				
47	<i>C. sanguinea</i>							+			+			
48	<i>C. savonica</i>	+	+			+	+				+			
49	<i>C. schefflerae</i>								+					
50	<i>C. sinensis</i>	+												
51	<i>C. sitchensis</i>								+					
52	<i>C. subparvoica</i>									+				
53	<i>C. tasmanica</i>								+		+	+		
54	<i>C. tibellii</i>					+								
55	<i>C. transbaikalia</i>		+											
56	<i>C. trassii</i>		+											
57	<i>C. tristis</i>								+					
58	<i>C. tsugae</i>								+					
59	<i>C. ussuriensis</i>	+	+			+								
60	<i>C. vainioana</i>		+					+		+				
61	<i>C. vinosa</i>									+				
62	<i>C. viridialba</i>	+	+			+	+							
63	<i>C. viridireagens</i>	+	+			+	+			+	+			
64	<i>C. weiana</i>		+											
65	<i>Mycocalicium albonigrum</i>							+						
66	<i>M. anomalum</i>							+						
67	<i>M. americanum</i>							+						
68	<i>M. chaudharii</i>								+					
69	<i>M. fulvofuscum</i>							+						
70	<i>M. fuscipes</i>							+						
71	<i>M. ilimonaе</i>					+								
72	<i>M. rapax</i>									+				
73	<i>M. ravenellii</i>							+						
74	<i>M. sequoiae</i>								+					

Продолжение табл.

№	Вид	Субстрат												
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
75	<i>M. subtile</i>	+	+			+	+							
76	<i>M. victoriae</i>						+							
77	<i>M. viscinicola</i>								+					
78	<i>Phaeocalicium ahtii</i>		+		+									
79	<i>P. asciiforme</i>				+									
80	<i>P. betulinum</i>		+		+									
81	<i>P. boreale</i>		+		+									
82	<i>P. cercocarpicola</i>		+		+									
83	<i>P. compressulum</i>		+		+									
84	<i>P. curtisii</i>		+		+									
85	<i>P. flabelliforme</i>		+		+									
86	<i>P. fuegensis</i>		+		+									
87	<i>P. gracile</i>		+		+									
88	<i>P. interruptum</i>		+		+									
89	<i>P. matthewsonianum</i>		+		+									
90	<i>P. minutissimum</i>		+		+									
91	<i>P. ornicolum</i>		+		+									
92	<i>P. pinaceum</i>			+										
93	<i>P. polyporaeum</i>											+		
94	<i>P. populneum</i>		+		+									
95	<i>P. praecedens</i>		+		+									
96	<i>P. tibeticum</i>		+		+									
97	<i>P. tremulicola</i>		+		+									
98	<i>Protocalicium jaczevskii</i>												+	
99	<i>Pyrgidium montelicum</i>	+	+			+	+							
100	<i>Sphinctrina anglica</i>	+			+					+				
101	<i>S. benmargana</i>									+				
102	<i>S. leucopoda</i>									+				
103	<i>S. pallidella</i>									+				
104	<i>S. porrectula</i>	+												
105	<i>S. tubaeformis</i>									+				
106	<i>S. turbinata</i>									+				
107	<i>Stenocybe bartlettii</i>		+											
108	<i>S. bryophila</i>													+
109	<i>S. clavata</i>	+												

Окончание табл.

№	Вид	Субстрат												
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
110	<i>S. flexuosa</i>	+												
111	<i>S. fragmenta</i>		+											
112	<i>S. major</i>	+		+										
113	<i>S. montana</i>	+												
114	<i>S. pullatula</i>		+		+									
115	<i>S. septata</i>		+											
Общее число видов		19	41	2	24	19	24	13	4	28	8	2	1	1

Примечание. Цифрами обозначены следующие типы субстратов:

1. Отмершая кора хвойных деревьев
2. Отмершая кора лиственных деревьев
3. Живая кора и тонкие веточки хвойных деревьев
4. Живая кора и тонкие веточки лиственных деревьев
5. Древесина хвойных деревьев
6. Древесина лиственных деревьев
7. Экссудаты хвойных деревьев
8. Экссудаты лиственных деревьев
9. Слоевища лишайников
10. Колонии свободноживущих водорослей
11. Плодовые тела грибов
12. Мицелий грибов
13. Печеночные мхи

3. Распространение микокалицевых грибов

№	Вид	Голарктика			Неотропики	Палеотропики	Австралия	Голантарктика	
		Европа	Азия	Америка				Новая Зеландия	Южная Америка
1	<i>Chaenothecopsis amurensis</i>		+						
2	<i>C. arthoniae</i>								+
3	<i>C. asperopoda</i>		+	+					
4	<i>C. australis</i>								
5	<i>C. brevipes</i>	+	+	+		+		+	+
6	<i>C. caespitosa</i>	+							
7	<i>C. caucasica</i>		+						
8	<i>C. cinerea</i>								+
9	<i>C. consociata</i>	+	+	+					
10	<i>C. debilis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
11	<i>C. dolichocephala</i>		+						
12	<i>C. edbergii</i>			+					
13	<i>C. epithallina</i>	+	+	+					
14	<i>C. eugenia</i>		+						
15	<i>C. exilis</i>			+					
16	<i>C. fennica</i>	+							
17	<i>C. formosa</i>		+						
18	<i>C. golubkovae</i>	+	+						
19	<i>C. haematopus</i>	+	+	+		+		+	+
20	<i>C. heterospora</i>		+						
21	<i>C. himalayensis</i>		+						
22	<i>C. hospitans</i>	+	+						
23	<i>C. hyrcana</i>		+						
24	<i>C. irregularis</i>		+	+					
25	<i>C. kalbii</i>			+	+	+			
26	<i>C. lecanactidis</i>								+
27	<i>C. leifiana</i>		+						
28	<i>C. mediarossica</i>	+							
29	<i>C. montana</i>			+					
30	<i>C. nana</i>	+	+	+		+		+	+
31	<i>C. nigra</i>	+	+	+		+		+	+
32	<i>C. nigripunctata</i>			+					
33	<i>C. nigropedata</i>	+	+					+	
34	<i>C. nivea</i>				+		+	+	

Продолжение табл.

№	Вид	Голарктика			Неотропики	Палеотропики	Австралия	Голантарктика	
		Европа	Азия	Америка				Новая Зеландия	Южная Америка
35	<i>C. ochroleuca</i>	+	+	+					
36	<i>C. oregana</i>			+					
37	<i>C. orientalis</i>		+						
38	<i>C. pilosa</i>		+		+	+			
39	<i>C. pusilla</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
40	<i>C. pusiola</i>	+	+	+				+	
41	<i>C. rappii</i>			+					
42	<i>C. resinicola</i>		+						
43	<i>C. retinens</i>	+							
44	<i>C. rubescens</i>	+	+	+					
45	<i>C. rubina</i>			+	+				
46	<i>C. sagenidii</i>						+	+	
47	<i>C. sanguinea</i>		+					+	+
48	<i>C. savonica</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
49	<i>C. schefflerae</i>							+	
50	<i>C. sinensis</i>		+						
51	<i>C. sitchensis</i>			+					
52	<i>C. subparaica</i>	+		+					
53	<i>C. tasmanica</i>	+		+			+	+	+
54	<i>C. tibellii</i>		+						
55	<i>C. transbaikalia</i>		+						
56	<i>C. trassii</i>		+						
57	<i>C. tristis</i>	+							
58	<i>C. tsugae</i>			+					
59	<i>C. ussuriensis</i>		+	+					
60	<i>C. vainioana</i>	+	+	+					+
61	<i>C. vinosa</i>		+						
62	<i>C. viridialba</i>	+	+	+					
63	<i>C. viridireagens</i>	+	+	+			+	+	+
64	<i>C. weiana</i>		+						
65	<i>Mycocalicium albonigrum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
66	<i>M. anomalum</i>								+
67	<i>M. americanum</i>			+	+	+	+		
68	<i>M. chaudharii</i>					+			
69	<i>M. fulvofuscum</i>						+		

Продолжение табл.

№	Вид	Голарктика			Неотропики	Палеотропики	Австралия	Голантарктика	
		Европа	Азия	Америка				Новая Зеландия	Южная Америка
70	<i>M. fuscipes</i>			+					
71	<i>M. limonae</i>	+							
72	<i>M. rapax</i>					+			
73	<i>M. ravenellii</i>			+	+	+			
74	<i>M. sequoiae</i>			+					
75	<i>M. subtile</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
76	<i>M. victoriae</i>	+	+	+		+	+	+	
77	<i>M. viscinicola</i>				+				
78	<i>Phaeocalicium ahtii</i>		+						
79	<i>P. asciiforme</i>							+	
80	<i>P. betulinum</i>	+	+	+					
81	<i>P. boreale</i>	+	+						
82	<i>P. cercocarpicola</i>			+					
83	<i>P. compressulum</i>	+	+	+					
84	<i>P. curtisii</i>			+					
85	<i>P. flabelliforme</i>	+	+	+					
86	<i>P. fuegensis</i>								+
87	<i>P. gracile</i>		+						
88	<i>P. interruptum</i>	+	+	+					
89	<i>P. matthewsianum</i>			+					
90	<i>P. minutissimum</i>			+					
91	<i>P. ornicolum</i>	+							
92	<i>P. pinaceum</i>		+						
93	<i>P. polyporaeum</i>	+	+	+					
94	<i>P. populneum</i>	+	+	+					
95	<i>P. praecedens</i>	+	+	+					
96	<i>P. tibeticum</i>		+						
97	<i>P. tremulicola</i>	+	+	+					
98	<i>Protocalicium jaczevskii</i>		+						
99	<i>Pyrgidium montelicum</i>	+	+	+	+		+		
100	<i>Sphinctrina anglica</i>	+		+					
101	<i>S. benmargana</i>			+					
102	<i>S. leucopoda</i>	+	+	+	+		+		
103	<i>S. pallidella</i>			+					
104	<i>S. porrectula</i>	+							

Окончание табл.

№	Вид	Голарктика			Неотропики	Палеотропики	Австралия	Голантарктика	
		Европа	Азия	Америка				Новая Зеландия	Южная Америка
105	<i>S. tubaeformis</i>	+	+	+	+		+	+	
106	<i>S. turbinata</i>	+	+	+					
107	<i>Stenocybe bartlettii</i>							+	
108	<i>S. bryophila</i>	+							
109	<i>S. clavata</i>			+					
110	<i>S. flexuosa</i>	+	+	+					
111	<i>S. fragmenta</i>			+					
112	<i>S. major</i>	+	+	+					
113	<i>S. montana</i>		+						
114	<i>S. pullatula</i>	+	+	+					
115	<i>S. septata</i>	+	+			+			
Общее число видов		50	66	61	15	14	19	21	18
		100						27	

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие ответственного редактора	3
Предисловие	5
ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ПОРЯДКА MYCOCALICIALES	11
1.1. Развитие подходов к систематике микокалициевых грибов в истории микологии и лишенологии	11
1.2. Критерии вида микокалициевых грибов	25
1.3. Региональные исследования калиционидных грибов и лишайников в Голарктике	29
1.3.1. Европа	29
1.3.2. Америка	30
1.3.3. Азия	30
1.4. Внеголарктические исследования микокалициевых грибов	32
1.4.1. Неотропики	32
1.4.2. Палеотропики	33
1.4.3. Австралия	34
1.4.4. Голантарктика	34
ГЛАВА 2. АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОРЯДКА MYCOCALICIALES	36
2.1. Апотеции	36
2.2. Сумки	44
2.3. Споры	47
2.4. Микроструктура поверхности оболочки спор	49
2.5. Анаморфы	54
2.6. Фотобионт	55
2.7. Хемотаксономические особенности	56
2.8. Общие закономерности репродуктивной стратегии микокалициевых грибов	58
ГЛАВА 3. ЭКОЛОГИЯ МИКОКАЛИЦИЕВЫХ ГРИБОВ	61
3.1. Общие особенности экологии микокалициевых грибов	61
3.2. Эколого-субстратная характеристика микокалициевых грибов	63
3.3. Значение микокалициевых грибов как индикаторов экологической непрерывности старовозрастных лесов	68
ГЛАВА 4. ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВИДОВОГО СОСТАВА ГРИБОВ ПОРЯДКА MYCOCALICIALES	79
4.1. Географический анализ голарктических представителей порядка Mucocaliciales по принципу выделения элементов микобиоты	79

4.2. Ареалы видов	86
4.2.1. Виды, распространенные только в умеренных широтах Северного полушария (бореально-умеренная зона Голарктики)	86
4.5.2. Виды, распространенные только в умеренных широтах Южного полушария (Голантарктика)	91
4.5.3. Тропические и субтропические виды	91
4.5.4. Внетропические (биполярные) виды	93
4.5.5. Азональные виды	94
4.5.6. Эндемики	94
4.6. Общая стратегия распространения микокалициевых грибов, возможные центры их происхождения и расселения	96
4.7. Редкие, исчезающие и нуждающиеся в охране виды	101
ГЛАВА 5. КОНСПЕКТ ПОРЯДКА MYCOCALICIALES ГОЛАРКТИКИ	105
5.1. Введение	105
5.2. Ключ для определения известных в мире видов микокалициевых грибов	106
5.3. Конспект порядка Mucocaliciales	120
Род 1. CHAENOTHECOPSIS Vain.	120
Род 2. MYCOCALICIUM Vain. ex Reinke	195
Род 3. PHAEOCALICIUM A.F.W. Schmidt	206
Род 4. PROTOCOLICIUM Woron.	227
Род 5. PYRGIDIUM Nyl.	228
Род 6. SPHINCTRINA Fr.	229
Род 7. STENOCYBE (Nyl.) Koerb.	237
5.4. Виды с неясным систематическим положением, исключенные таксоны	247
ЛИТЕРАТУРА	252
АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ТАКСОНОВ ПОРЯДКА MYCOCALICIALES, УПОМЯНУТЫХ В ГЛАВЕ 5	275
ПРИЛОЖЕНИЕ	285
1. Ассоциации микокалициевых грибов с зелеными водорослями	285
2. Эколого-субстратная характеристика микокалициевых грибов	289
3. Распространение микокалициевых грибов	293

Научное издание

Александр Николаевич Титов

**МИКОКАЛИЦИЕВЫЕ ГРИБЫ
(ПОРЯДОК MYCOCALICIALES) ГОЛАРКТИКИ**

*Рукопись утверждена к печати на заседании Ученого Совета
Ботанического института имени В.Л. Комарова РАН
(протокол № 11 от 19 июня 2006 г.)*

Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2006.
296 с., ил. + 40 с. цв. вклейка

Редактор издательства *К.Г. Михайлов*
Технический редактор *И.В. Соколова*
Оригинал-макет: *Т.А. Горлина*

Для заявок:
123100, Москва, а/я 16, Издательство КМК;
kmk2000@online.ru
см. также:
<http://webcenter.ru/~kmk2000>

Подписано в печать 05.12.2006. Заказ № 136
Формат 70×100/16. Объём 18,5 + 2,5 п.л. Бумага офсетная и мелов.
Тираж 600 экз.

Отпечатано в ППП «Типография «Наука»,
121099, Москва, Шубинский пер., 6

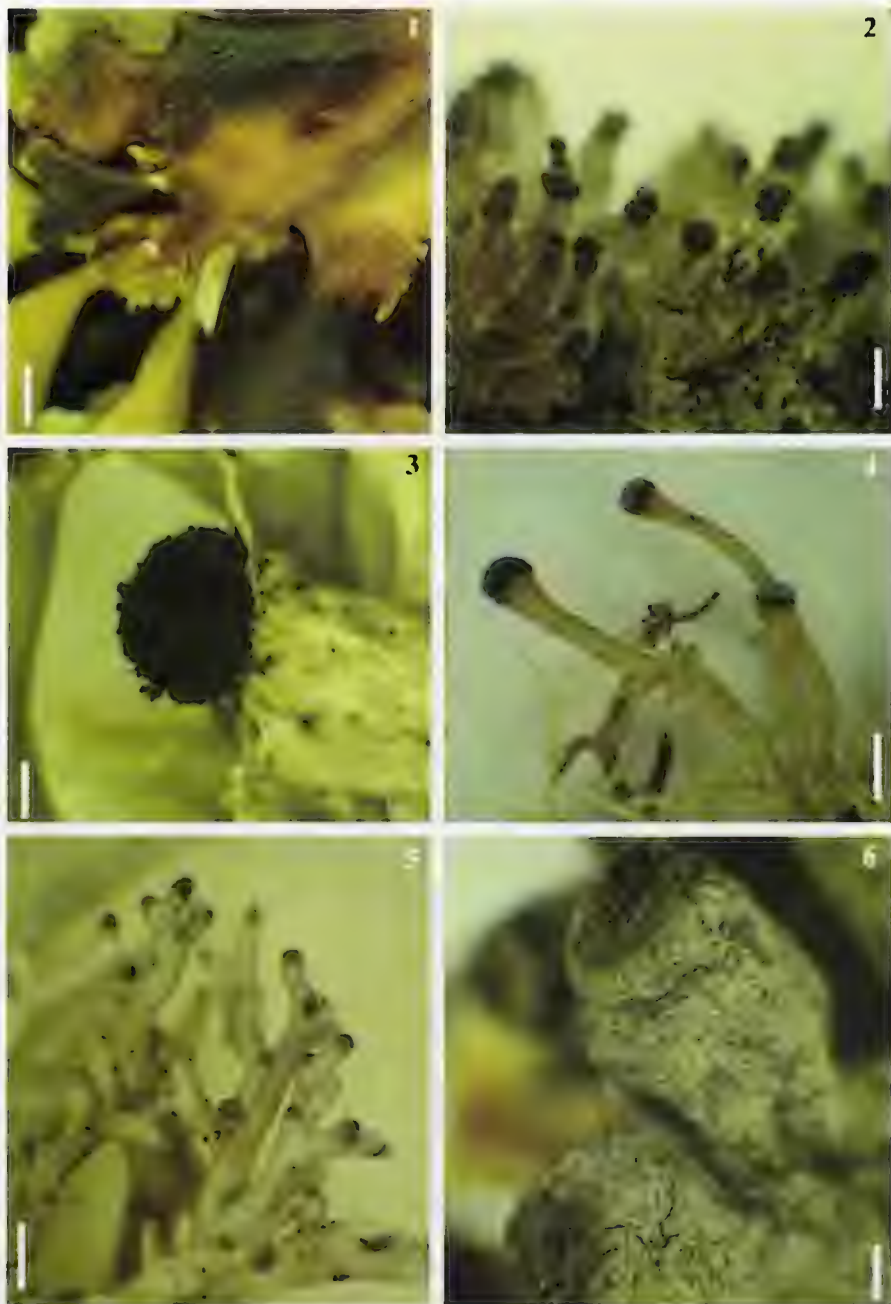


Рис. 2. Представители калициоидных грибов и лишайников.

1 — *Calycidium cuneatum*, 2 — *Tholurna disimilis*, 3 — *Bunodophoron notatum*, 4 — *Leifidium tenerum*, 5 — *Sphaerophorus fragilis*, 6 — *Acrosyphus sphaerophoroides*. Масштаб: 1 мм.

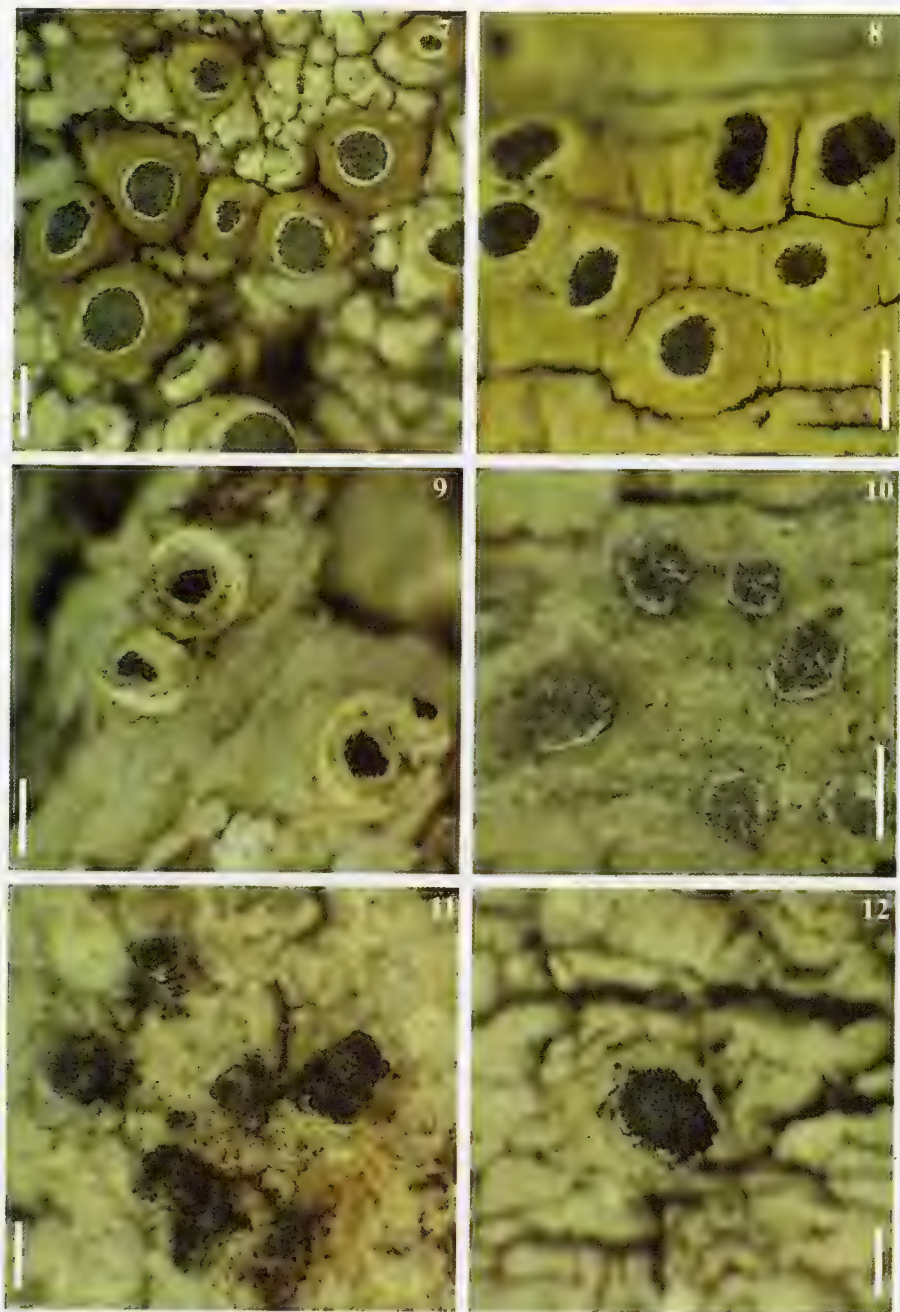


Рис. 2 (продолжение).

7 — *Thelomma mammosum*, 8 — *Thelomma carolinianum*, 9 — *Nadvornikia hawaiiensis*, 10 — *Heterocyphelium leucampyx*, 11 — *Tylophoron moderatum*, 12 — *Thelomma californicum*. Масштаб: 1 мм.

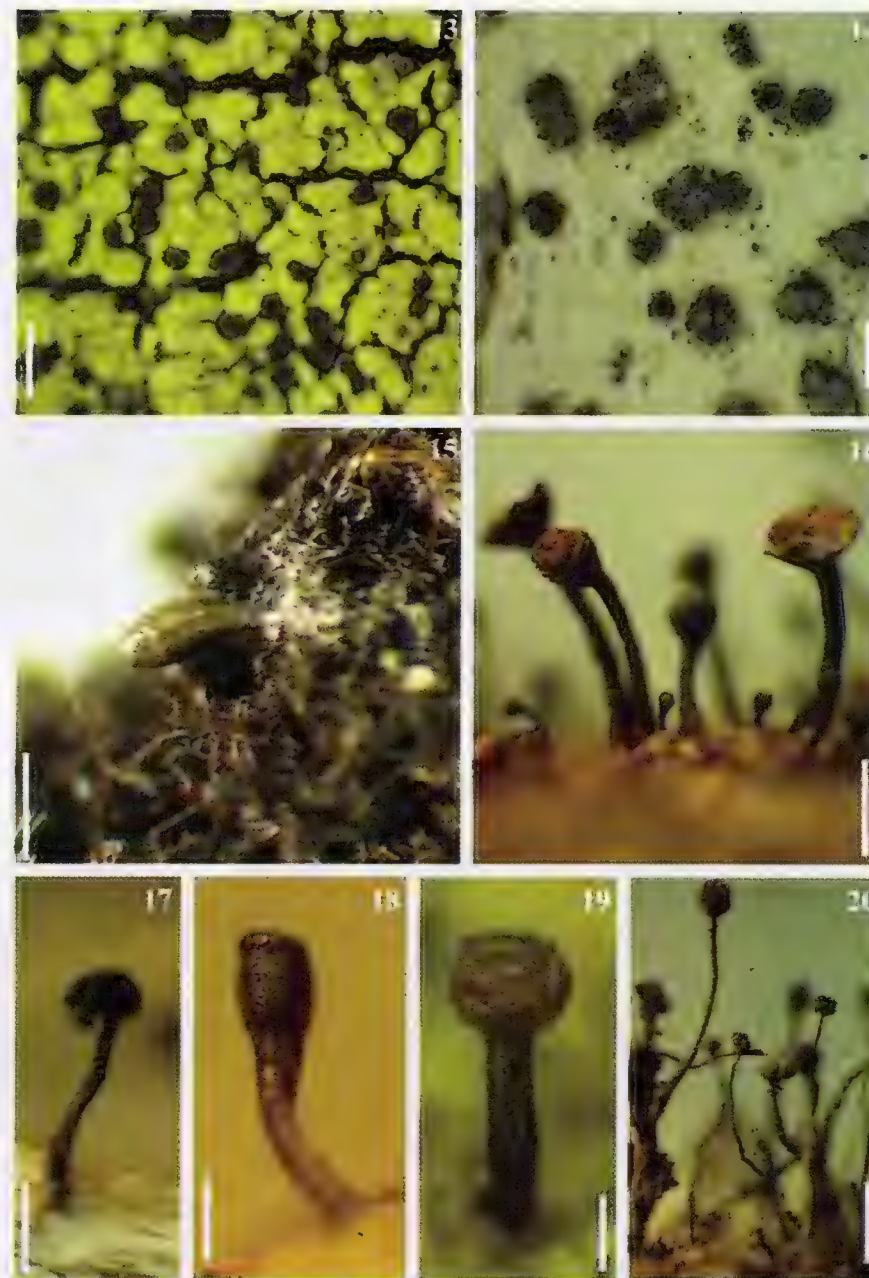


Рис. 2 (окончание).

13 — *Cyphelium tigillare*, 14 — *Schistophoron variabile*, 15 — *Protocalicium jaczevskii*, 16 — *Chaenotheca phaeocephala*, 17 — *Mycocalicium subtile*, 18 — *Stenocybe bartlettii*, 19 — *Calicium salicinum*, 20 — *Chaenothecopsis sitchensis*. Масштаб: 13–15 — 1 мм; 16–20 — 0.3 мм.

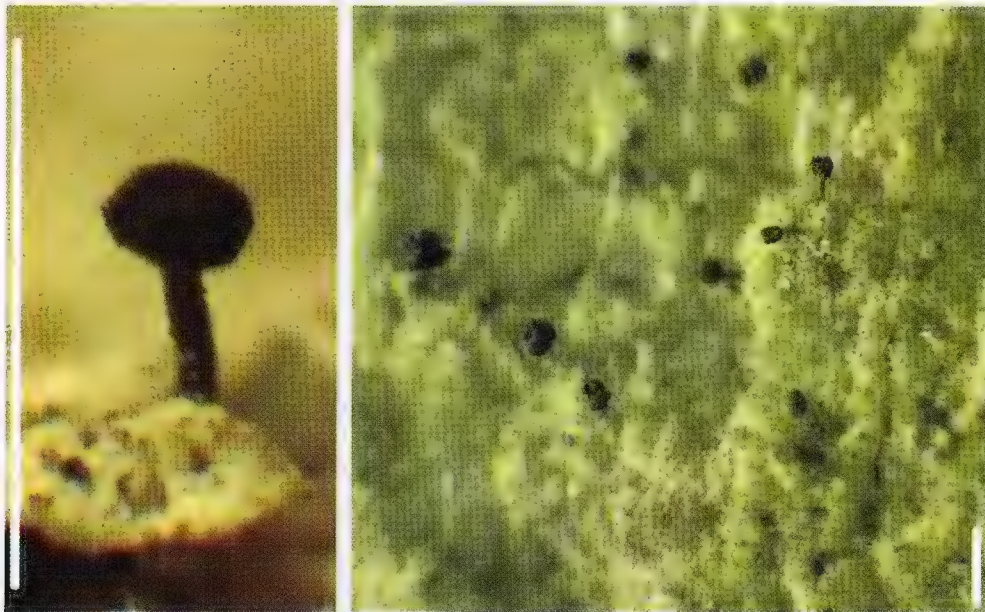


Рис. 27. *Chaenothecopsis amurensis* Titov. Масштаб: 1 мм.

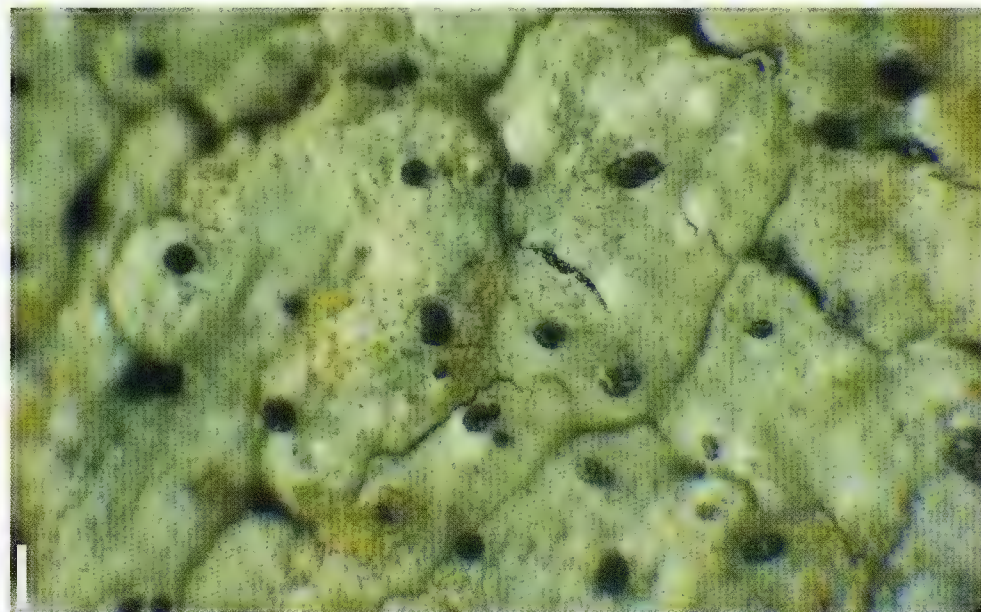


Рис. 29. *Chaenothecopsis brevipes* Tibell. Масштаб: 1 мм.

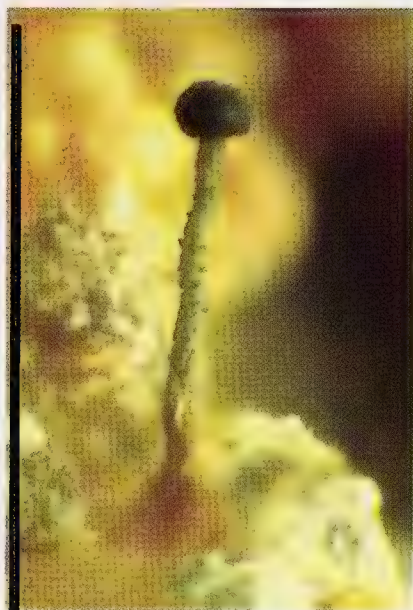


Рис. 28. *Chaenothecopsis asperopoda* Titov. Масштаб: 1 мм.



Рис. 30. *Chaenothecopsis caespitosa* (Phillips) D. Hawksw. Масштаб: 1 мм.

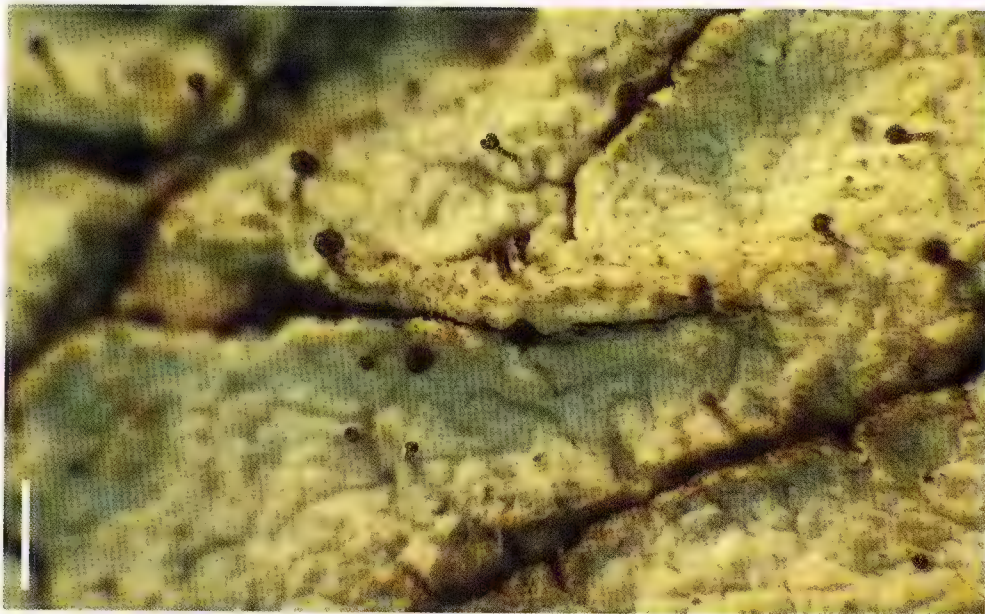


Рис. 31. *Chaenothecopsis caucasica* Titov. Масштаб: 1 мм.



Рис. 32. *Chaenothecopsis consociata* (Nádv.) A.F.W. Schmidt. Масштаб: 1 мм.



Рис. 33. *Chaenothecopsis debilis* (Turn. et Borr. ex Sm.) Tibell. Масштаб: 1 мм.

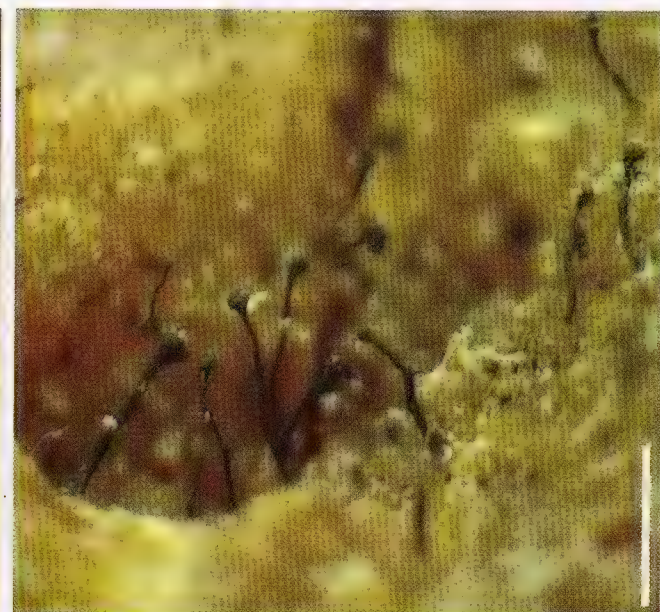


Рис. 34. *Chaenothecopsis dolichocephala* Titov. Масштаб: 1 мм.



Рис. 35. *Chaenothecopsis edbergii* Selva et Tibell. Масштаб: 1 мм.

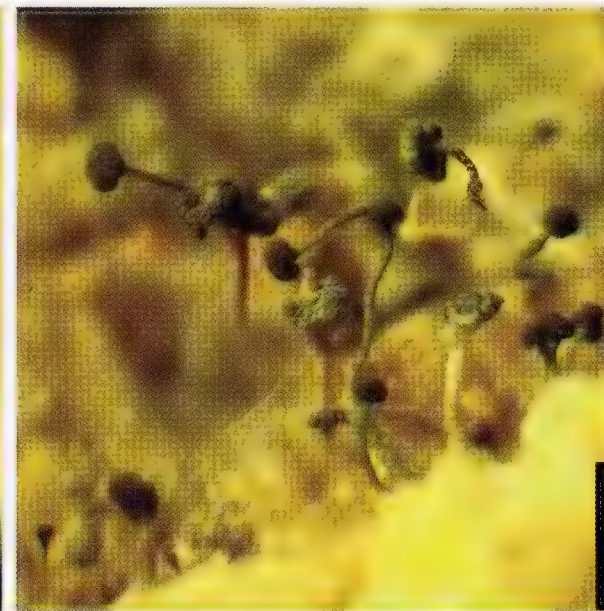


Рис. 37. *Chaenothecopsis eugenia* Titov. Масштаб: 1 мм.



Рис. 36. *Chaenothecopsis epithallina* Tibell. Масштаб: 1 мм.



Рис. 38. *Chaenothecopsis fennica* (Laur.) Tibell. Масштаб: 1 мм.



Рис. 39. *Chaenothecopsis formosa* Titov. Масштаб: 1 мм.



Рис. 41. *Chaenothecopsis haematopus* Tibell. Масштаб: 1 мм.

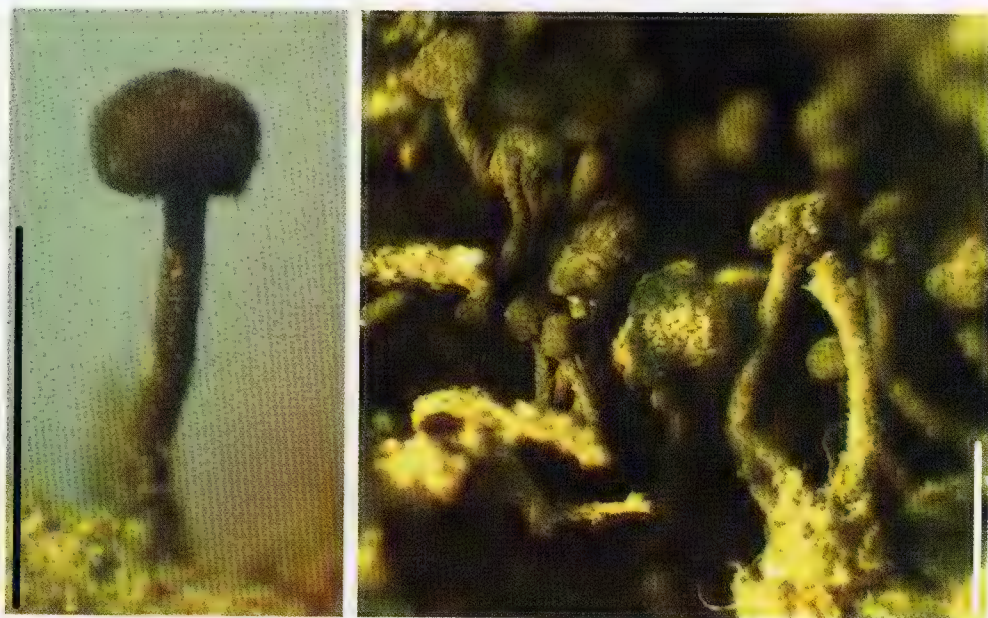


Рис. 40. *Chaenothecopsis golubkovaе* Tibell et Titov. Масштаб: 1 мм.

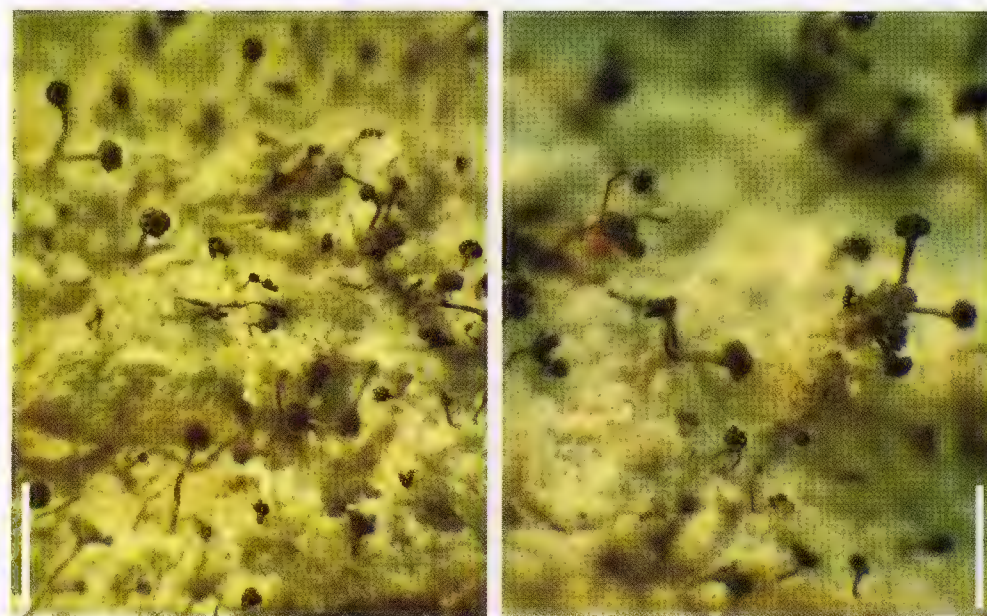


Рис. 42. *Chaenothecopsis heterospora* Titov. Масштаб: 1 мм.

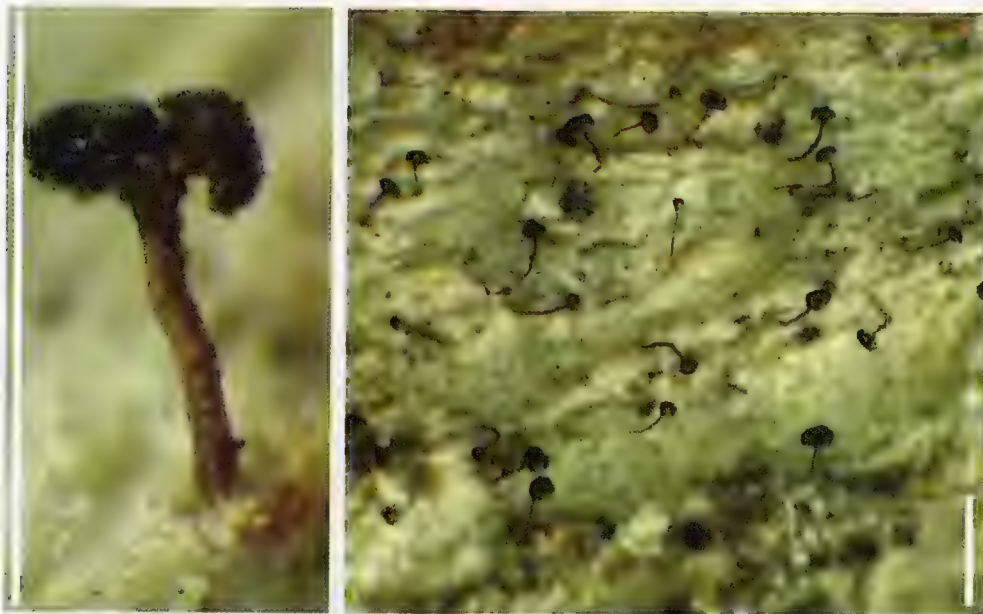


Рис. 43. *Chaenothecopsis himalayensis* (Räs.) Tibell et Titov. Масштаб: 1 мм.

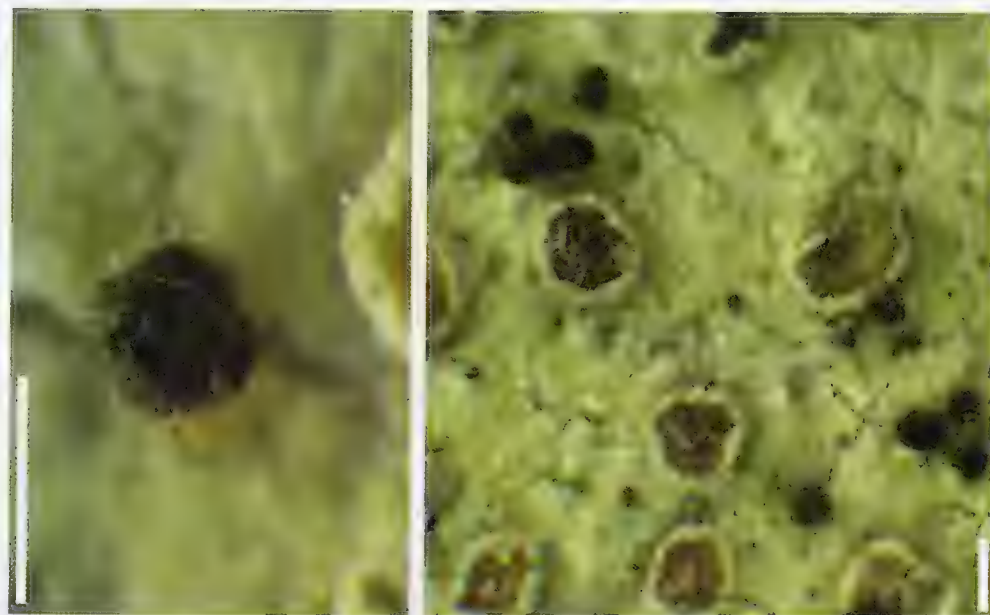


Рис. 44. *Chaenothecopsis hospitans* (Th. Fr.) Tibell. Масштаб: 1 мм.



Рис. 45. *Chaenothecopsis hyrcana* Titov. Масштаб: 1 мм.

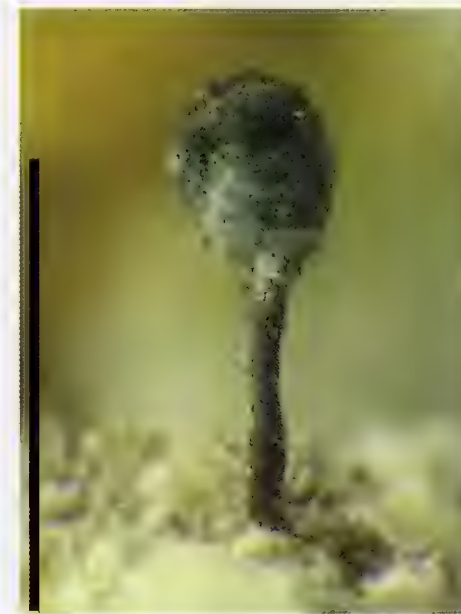


Рис. 46. *Chaenothecopsis irregularis* Titov. Масштаб: 1 мм.



Рис. 47. *Chaenothecopsis kalbii* Tibell et K. Руман. Масштаб: 1 мм.





Рис. 48. *Chaenothecopsis leifiana* Titov, Kuznetsova et Himelbrant. Масштаб: 1 мм.



Рис. 50. *Chaenothecopsis montana* Rikinen. Масштаб: 1 мм.



Рис. 49. *Chaenothecopsis mediarossica* Titov et Gudovicheva. Масштаб: 1 мм.



Рис. 51. *Chaenothecopsis nana* Tibell. Масштаб: 1 мм.



Рис. 52. *Chaenothecopsis nigra* Tibell. Масштаб: 1 мм.

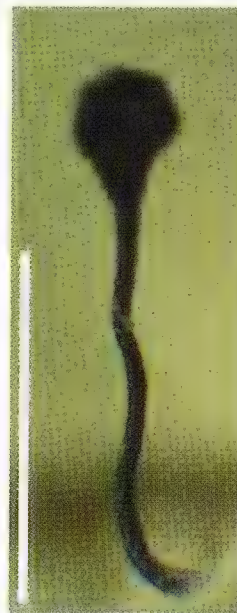


Рис. 54. *Chaenothecopsis nigropedata* Tibell. Масштаб: 1 мм.

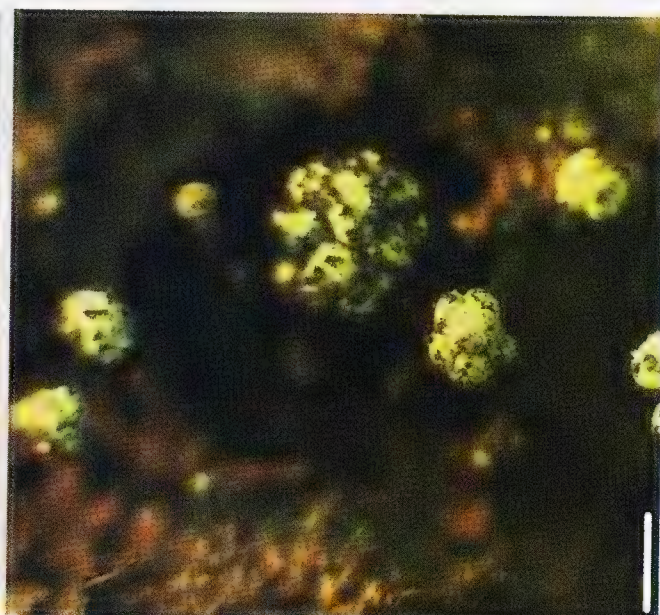


Рис. 53. *Chaenothecopsis nigripunctata* Rikkinen. Масштаб: 1 мм.

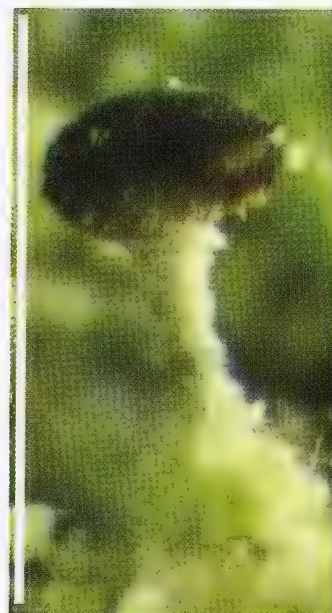


Рис. 55. *Chaenothecopsis ochroleuca* (Koerb.) Tibell et K. Ryman. Масштаб: 1 мм.

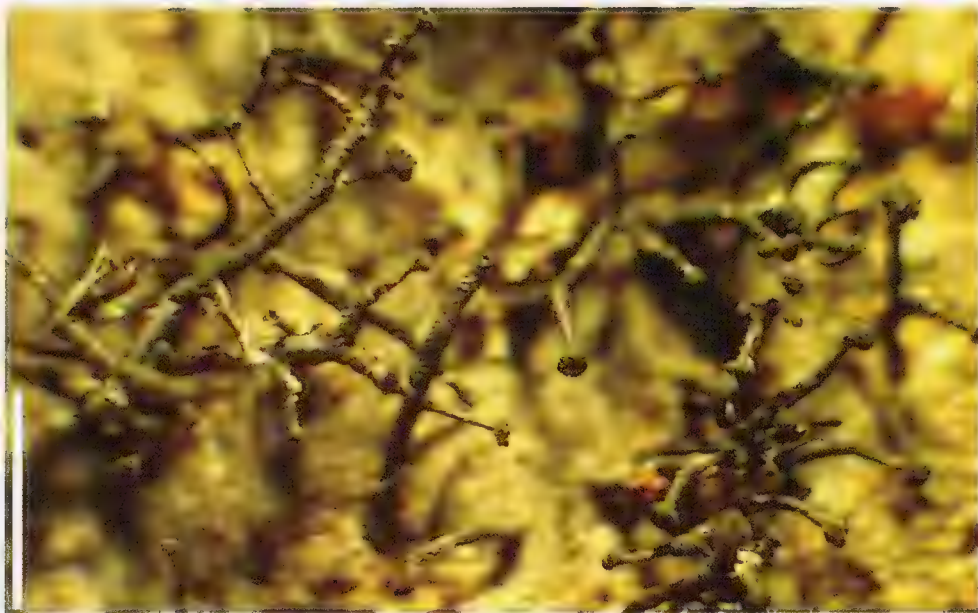


Рис. 56. *Chaenothecopsis oregana* Rikkinen. Масштаб: 1 мм.



Рис. 58. *Chaenothecopsis pusilla* (Ach.) A.F.W. Schmidt. Масштаб: 1 мм.

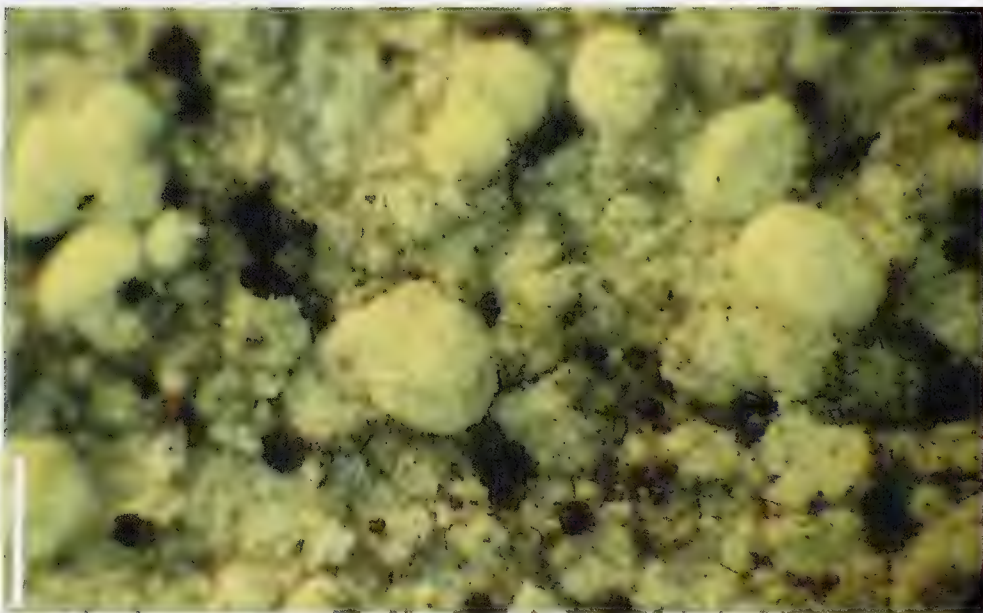


Рис. 57. *Chaenothecopsis pilosa* Tibell et Kalb. Масштаб: 1 мм.



Рис. 59. *Chaenothecopsis pusiola* (Ach.) Vain. Масштаб: 1 мм.



Рис. 60. *Chaenothecopsis rappii* (Nádv.) Tibell et Titov. Масштаб: 1 мм.

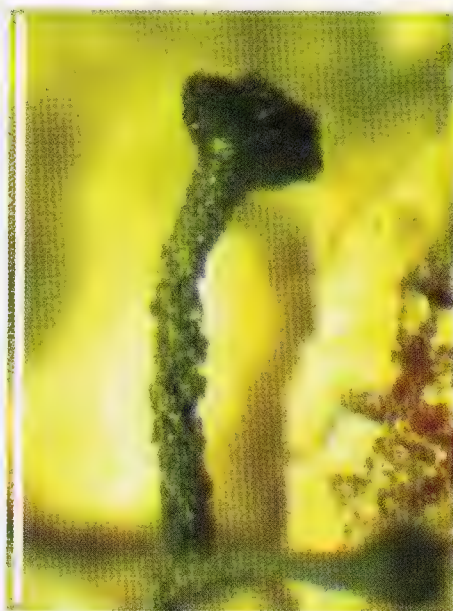


Рис. 61. *Chaenothecopsis resinicola* Tibell et Titov. Масштаб: 1 мм.



Рис. 62. *Chaenothecopsis rubescens* Vain. Масштаб: 1 мм.

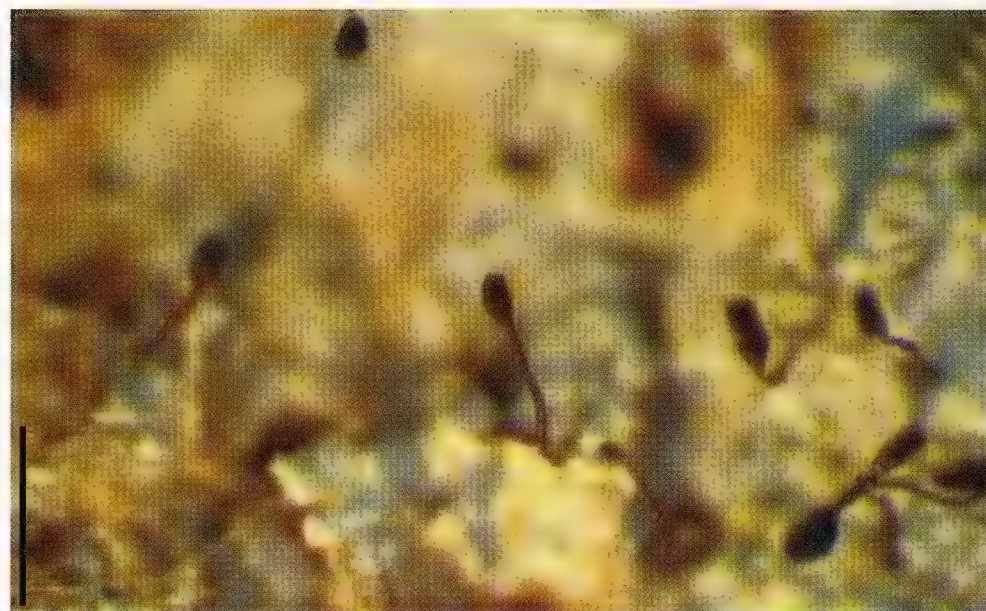


Рис. 63. *Chaenothecopsis rubina* Tibell. Масштаб: 1 мм.

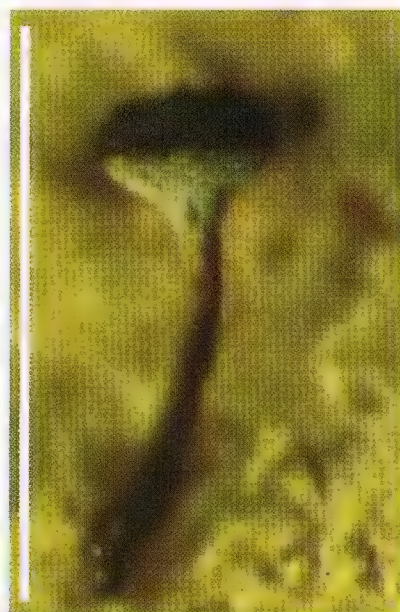


Рис. 64. *Chaenothecopsis sanguinea* Tibell. Масштаб: 1 мм.

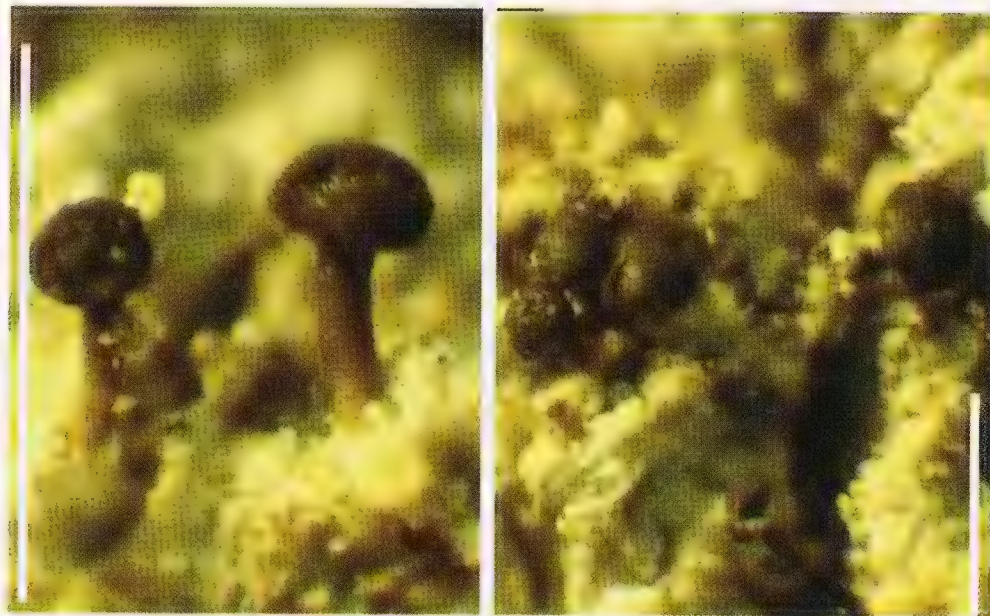


Рис. 65. *Chaenothecopsis sinensis* Titov. Schmidt. Масштаб: 1 мм.

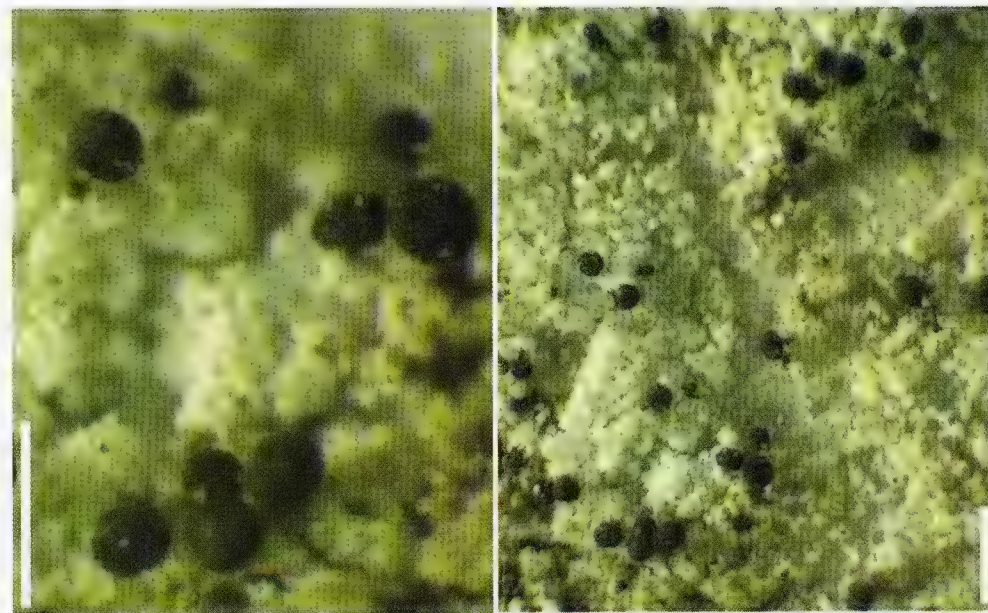


Рис. 67. *Chaenothecopsis subparaica* (Nyl.) Tibell. Масштаб: 1 мм.



Рис. 66. *Chaenothecopsis sitchensis* Rikkinen. Масштаб: 1 мм.

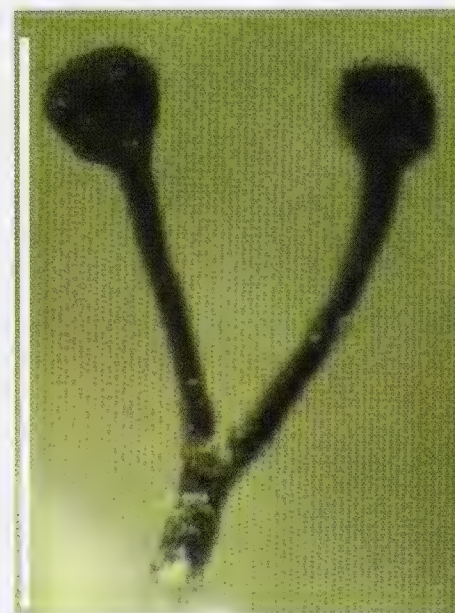


Рис. 68. *Chaenothecopsis tibellii* Titov. Масштаб: 1 мм.



Рис. 69. *Chaenothecopsis transbaikalica* Titov. Масштаб: 1 мм.

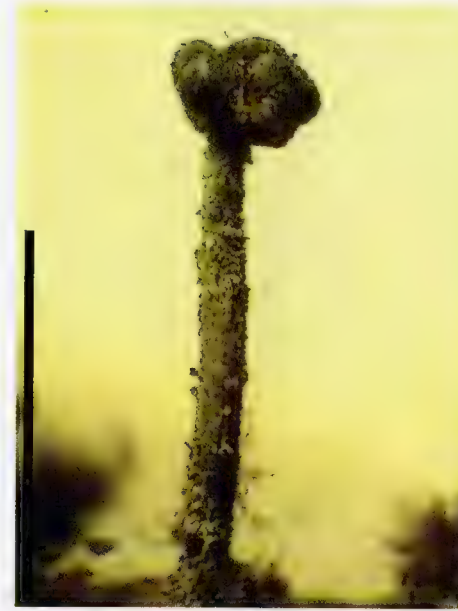


Рис. 72. *Chaenothecopsis tsugae* Rikkinen. Масштаб: 1 мм.



Рис. 73. *Chaenothecopsis ussuriensis* Titov. Масштаб: 1 мм.



Рис. 70. *Chaenothecopsis trassii* Titov. Масштаб: 1 мм.

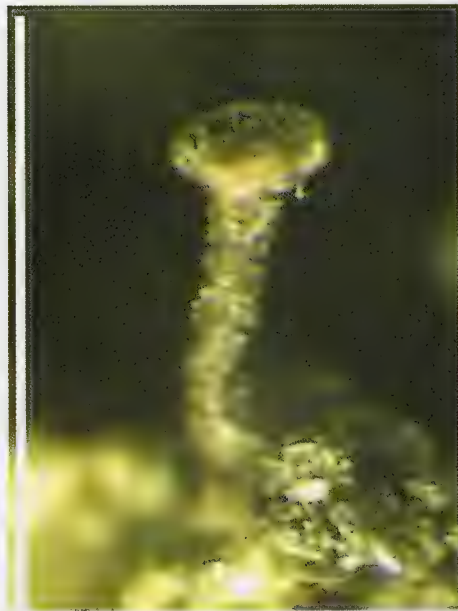


Рис. 71. *Chaenothecopsis tristis* (Koerb.) Titov. Масштаб: 1 мм.



Рис. 74. *Chaenothecopsis vainioana* (Nádv.) Tibell. Масштаб: 1 мм.

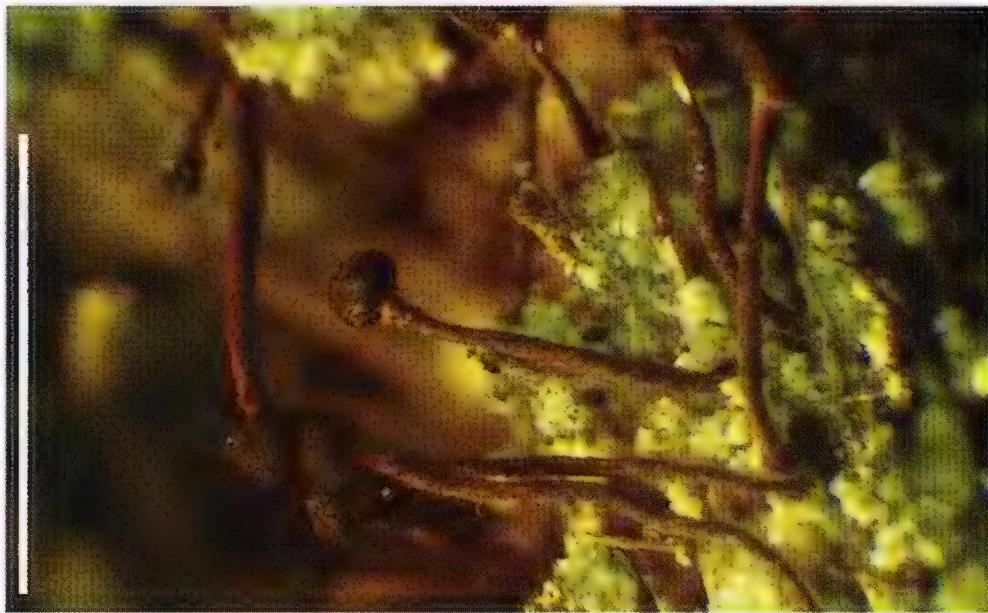


Рис. 75. *Chaenothecopsis vinosa* Titov. Масштаб: 1 мм.



Рис. 76. *Chaenothecopsis viridialba* (Kremp.) A.F.W. Schmidt. Масштаб: 1 мм.



Рис. 77. *Chaenothecopsis weiana* Titov. Масштаб: 1 мм.



Рис. 78. *Mycocalicium albonigrum* (Nyl.) Fink. Масштаб: 1 мм.



Рис. 79. *Mycocalicium americanum* (R. Sant.) Tibell. Масштаб: 1 мм.

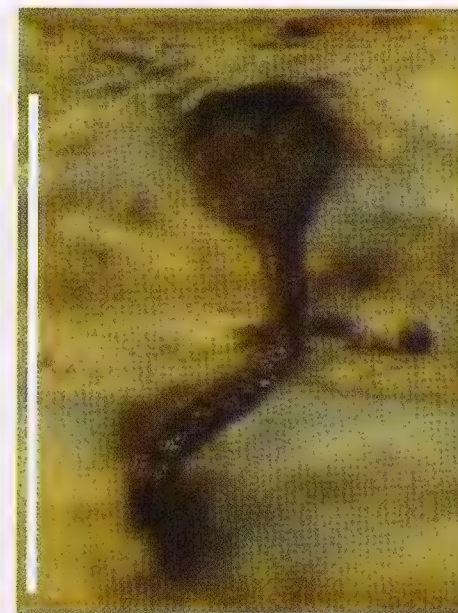


Рис. 80. *Mycocalicium fuscipes* (Tuck.) Fink. Масштаб: 1 мм.



Рис. 81. *Mycocalicium ravenellii* (Tuck.) Fink. Масштаб: 1 мм.



Рис. 83. *Mycocalicium subtile* (Pers.) Szatala. Масштаб: 1 мм.



Рис. 84. *Mycocalicium victoriae* (C. Knight ex F. Wilson) Nád. Масштаб: 1 мм.

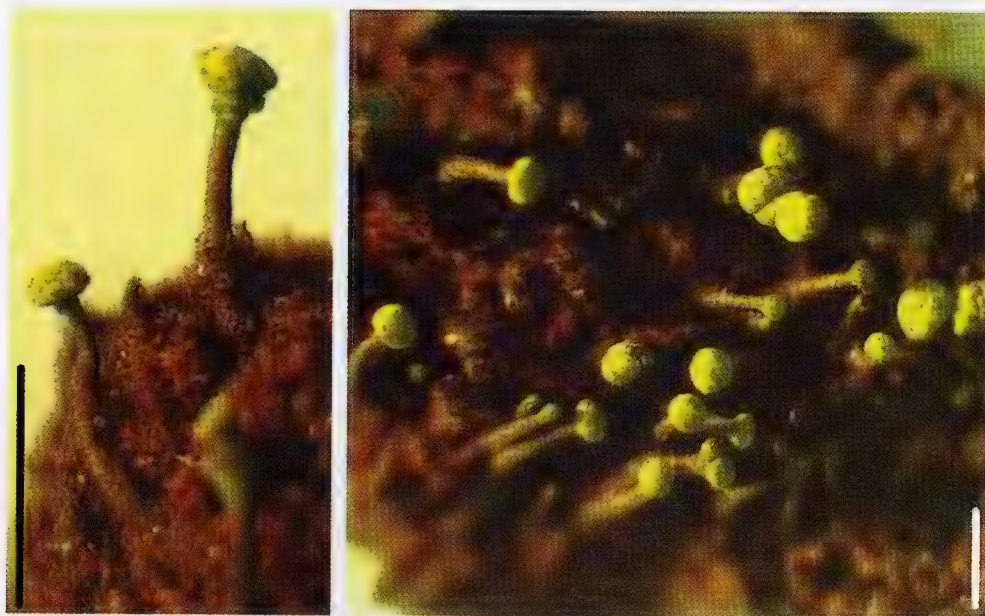


Рис. 82. *Mycocalicium sequoiae* Bonar. Масштаб: 1 мм.



Рис. 85. *Phaeocalicium ahtii* (Titov et Baibulat.) Titov. Масштаб: 1 мм.



Рис. 86. *Phaeocalicium betulinum* (Nyl.) Tibell. Масштаб: 1 мм.

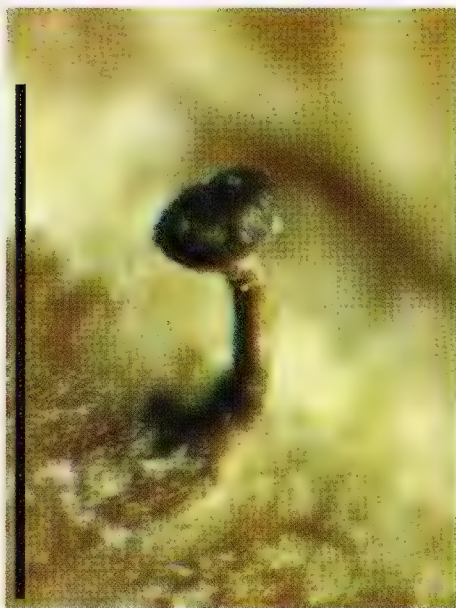


Рис. 87. *Phaeocalicium boreale* Tibell. Масштаб: 1 мм.

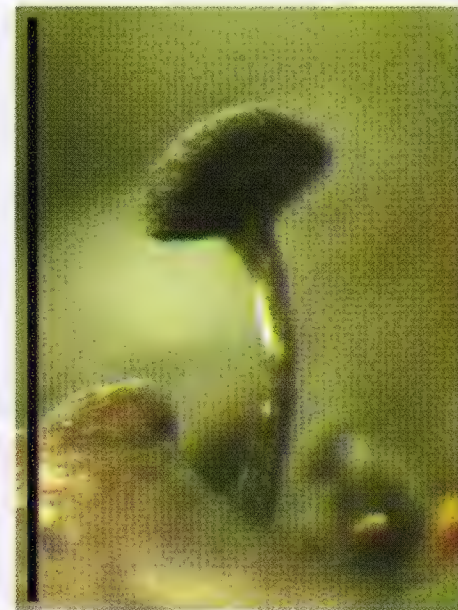


Рис. 89. *Phaeocalicium compressulum* (Nyl. ex Szatala) A.F.W. Schmidt. Масштаб: 1 мм.



Рис. 88. *Phaeocalicium cercocarpicola* E.B. Peterson et Titov. Масштаб: 1 мм.

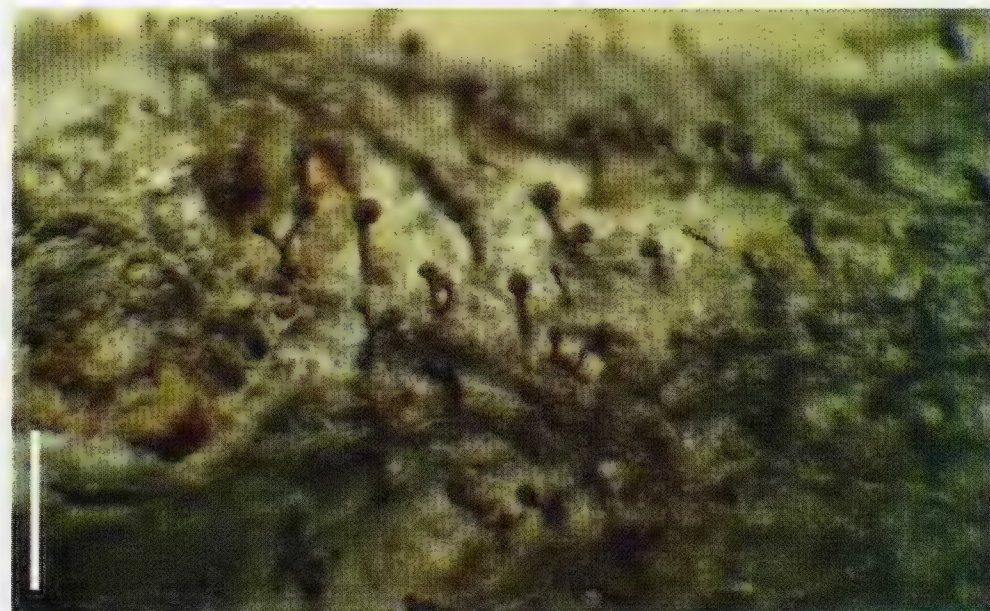


Рис. 90. *Phaeocalicium curtisii* (Tuck.) Tibell. Масштаб: 1 мм.



Рис. 91. *Phaeocalicium flabelliforme* Tibell. Масштаб: 1 мм.



Рис. 92. *Phaeocalicium gracile* Titov. Масштаб: 1 мм.

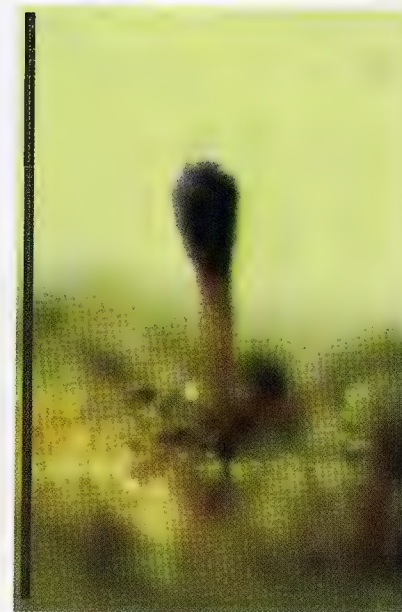


Рис. 94. *Phaeocalicium pinaceum* Titov. Масштаб: 1 мм.



Рис. 93. *Phaeocalicium interruptum* (Nyl.) Tibell. Масштаб: 1 мм.



Рис. 95. *Phaeocalicium polyporaеum* (Nyl.) Tibell. Масштаб: 1 мм.



Рис. 96. *Phaeocalicium populneum* (Brond. ex Duby) A.F.W. Schmidt. Масштаб: 1 мм.

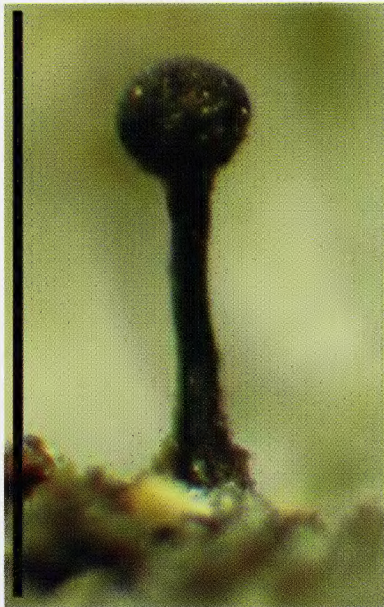


Рис. 97. *Phaeocalicium praecedens* (Nyl.) A.F.W. Schmidt. Масштаб: 1 мм.



Рис. 98. *Phaeocalicium tremulicola* (Nortl. ex Nyl.) Tibell. Масштаб: 1 мм.

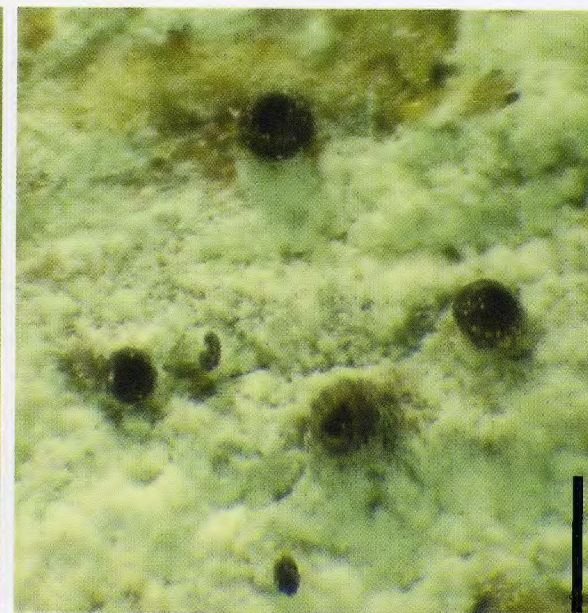


Рис. 99. *Pyrgidium montelicum* (Beltr.) Tibell. Масштаб: 1 мм.

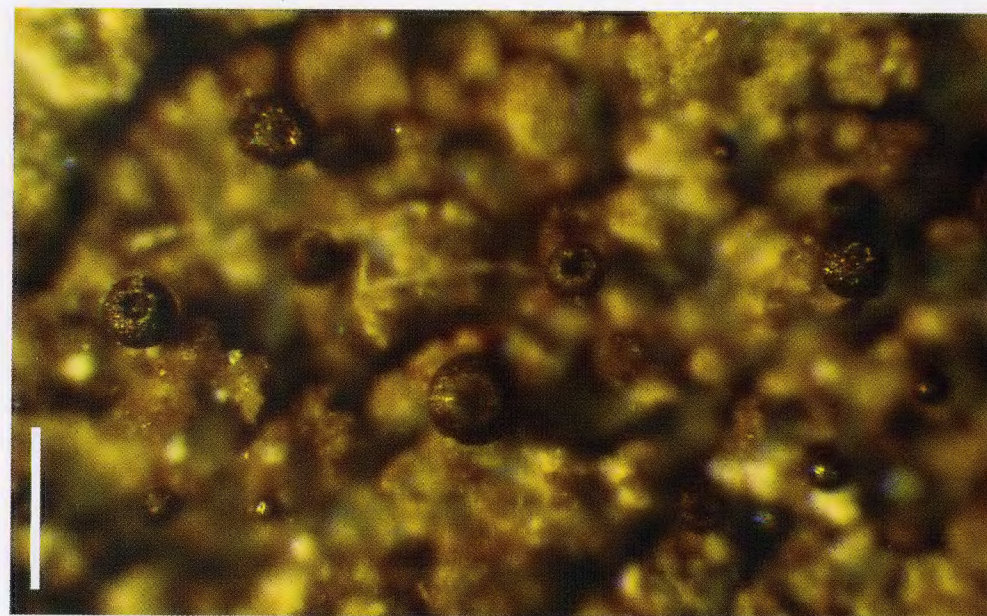


Рис. 100. *Sphinctrina anglica* Nyl. Масштаб: 1 мм.



Рис. 101. *Sphinctrina leucopoda* Nyl. Масштаб: 1 мм.

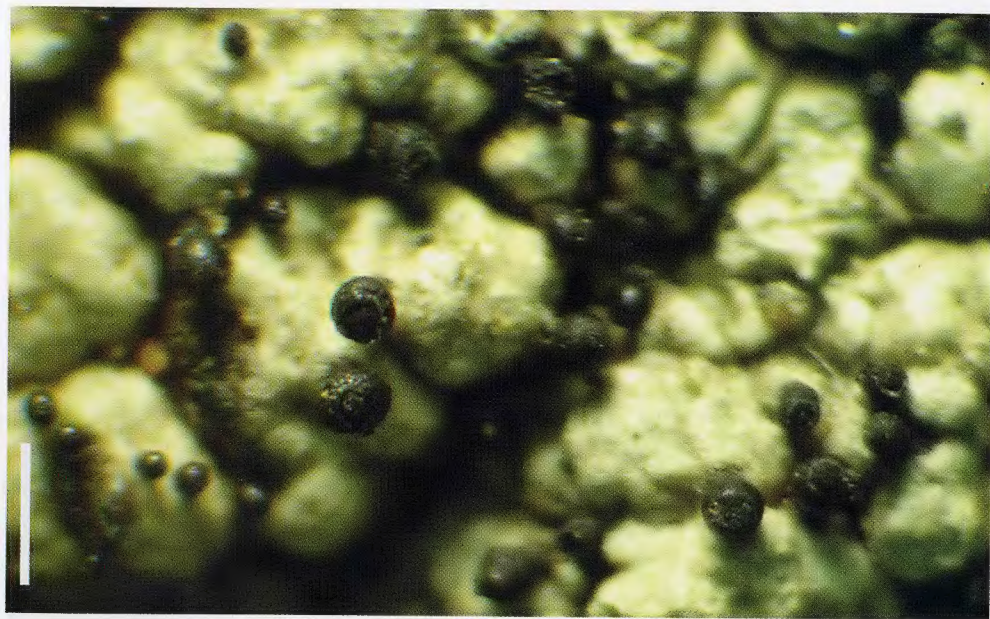


Рис. 103. *Sphinctrina turbinata* (Pers.) de Not. Масштаб: 1 мм.

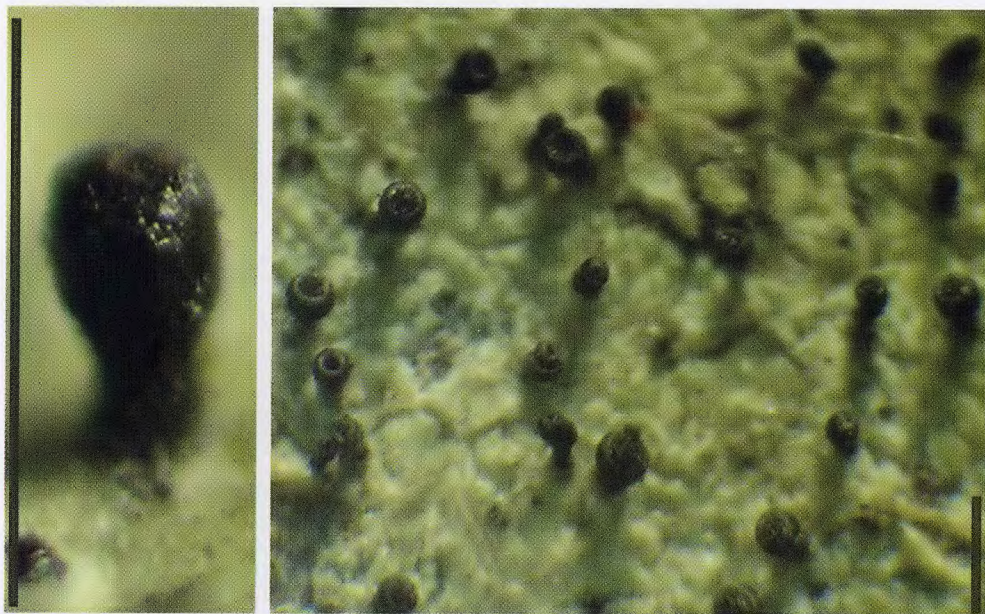


Рис. 102. *Sphinctrina tubaeformis* Massal. Масштаб: 1 мм.



Рис. 104. *Stenocybe bryophila* Walt. Watson. Масштаб: 1 мм.



Рис. 105. *Stenocybe clavata* Tibell. Масштаб: 1 мм.



Рис. 106. *Stenocybe flexuosa* Selva et Tibell. Масштаб: 1 мм.



Рис. 108. *Stenocybe montana* Titov. Масштаб: 1 мм.



Рис. 109. *Stenocybe pullanula* (Ach.) Stein. Масштаб: 1 мм.



Рис. 107. *Stenocybe major* Nyl. ex Koerb. Масштаб: 1 мм.



Рис. 110. *Stenocybe septata* (Leight.) Massal. Масштаб: 1 мм.

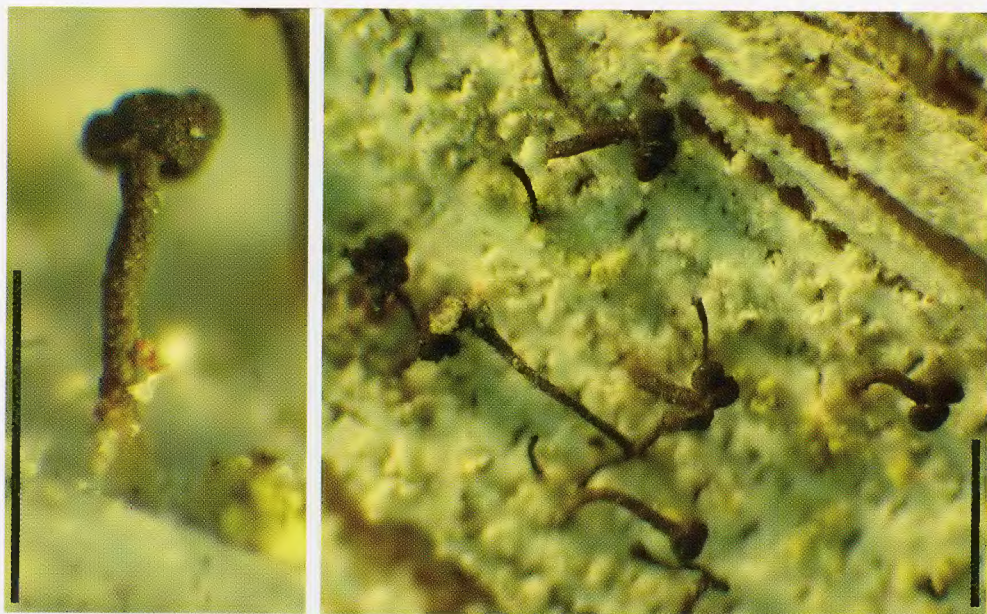


Рис. 111. *Chaenothecopsis tasmanica* Tibell. Масштаб: 1 мм.

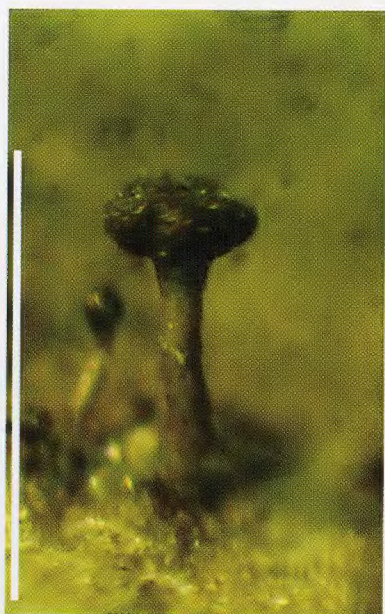


Рис. 112. *Phaeocalicium tibeticum* Titov. Масштаб: 1 мм.



Рис. 113. *Stenocybe fragmenta* E.B. Peterson et Rikkinen. Масштаб: 1 мм.